

Nachlaß von Prof. N. I.

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT

Herausgegeben von

Professor Dr. Richard Wettstein
Wien

Unter redaktioneller Mitarbeit von

Prof. Dr. Erwin Janchen und Prof. Dr. Gustav Klein
Wien Wien

Band LXXVIII, Zweites Heft

Mit 11 Textabbildungen

(Ausgegeben am 25. März 1929)



Wien

Verlag von Julius Springer
1929

Preis: S 16,30
RM 9,80

Janke Alexander, Natürliche Bakteriensystem und biochemische Mikrobenleistungen	97
Eckhart Walther, Die Blütentrichome der Campanulaceen und ihre Verwertbarkeit als phylogenetisch-systematisches Merkmal. (Mit 2 Textabbildungen)	129
Klein Gustav und Soos Gertrud, Der mikrochemische Nachweis der Alkaloide in der Pflanze. X. Der Nachweis von Hygrin. (Mit 2 Textabbildungen)	157
Heimerl Anton, Über einige bemerkenswerte Artemisien	164
Pisek Artur, Wuchsstoff und Tropismen. Sammelbericht	168
Besprechungen	187
BRAUN-BLANQUET J., Pflanzensoziologie. — ILTIS H., Totius orbis flora photographicia arte depicta. — SCHMID L., Methylierungsversuche bei Polysacchariden. I. — SCHMID L. und BECKER B., Alkaliverbindungen von Kohlehydraten. II. — SCHMID L. und BECKER B., Kryoskopische Molekulargewichtsbestimmungen mit flüssigem Ammoniak. III. — SCHMID L. und BILOWITZKI G., Mitteilung über Inulin (II). IV. — SCHMID L. und BILOWITZKI G., Mitteilung über Inulin (III). V. — SCHMID L., WASCHKAU A. und LUDWIG E., Alkaliverbindungen von mehrwertigen Alkoholen und Kohlehydraten. VI. — SCHMID L. und ZENTNER M., Methylierungsversuche an Stärke. VII. — SCHMID L., LUDWIG E. und PIETSCH K., Kryoskopische Molekulargewichtsbestimmungen mit flüssigem Ammoniak an Glykogen. VIII. — SCHMID L. und STÖHR R., Zur Kenntnis des Sterins aus <i>Ulmus campestris</i> . I. — SCHMID L. und STÖHR R., Über das Sterin aus <i>Parthenium argentatum</i> . II. — SCHMID L. und STÖHR R., Über zwei sterinähnliche Körper aus <i>Asclepias syriaca</i> (I). III. — SCHMID L. und ZENTNER M., Dehydrierungsversuche am Sitosterin. IV. — SCHMID L. und WASCHKAU A., Über die Phytosterine des Rübels. V. — SCHMID L., Über die Sterine des Huflattichs (<i>Tussilago farfara</i>). VI. — SCHMID L. und LUDWIG E., Über zwei sterinähnliche Körper aus <i>Asclepias syriaca</i> (II). VII. — SCHMID L. und ZENTNER M., Dehydrierungsversuche am Sitosterin. VIII. — SCHMID L. und BILOWITZKI G., Untersuchungen über pflanzliche Sterine. IX. — STOCKER O., Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. — ZELLNER J., Zur Chemie der Halophyten.	192
Personalmeldungen	

Nachlaß von Prof. N. Malta

Natürliches Bakteriensystem und biochemische Mikrobenleistungen

Von

Alexander Janke (Wien)

Vorwort

Das „International Committee on Bacteriological Nomenclature“, dem anzugehören Verf. die Ehre hat, soll am 5. internationalen botanischen Kongreß, der im Jahre 1930 in Cambridge (England) tagen wird, betreffend die Systematik der Bakterien konkrete Vorschläge erstatten. Die Ansichten über die Grundlagen eines „natürlichen“ Bakteriensystems gehen nun aber nicht nur unter den Bakteriologen der verschiedenen Richtungen im allgemeinen, sondern auch unter den Mitgliedern des genannten Komitees weit auseinander. Die vorwiegend physiologisch eingestellte Systematik der amerikanischen Bakteriologen, wie sie in BERGEYS Manual of Determinativ Bacteriology niedergelegt ist, weicht nicht nur in wichtigen Belangen von der europäischen Nomenklatur ab, sie steht vor allem auch in diametralem Gegensatz zu den auf vergleichend-morphologischer Grundlage durchgeföhrten Untersuchungen ENDERLEINS¹. In vorliegender Arbeit soll nun der Versuch gemacht werden, diese Gegensätze auszugleichen, indem ein Schema entworfen wird, das einerseits an den eingebürgerten und bewährten Bezeichnungen festhält, anderseits aber auch die umfangreichen Arbeiten der Amerikaner auf diesem Gebiete sowie die gesicherten Ergebnisse der ENDERLEINSchen Arbeit gebührend zu berücksichtigen versucht. Verf. hofft auf diese Weise eine Basis zu schaffen, die als Grundlage für einen internationalen Meinungsaustausch dienen kann. Daß letzterer in möglichst umfassender Weise unter Beteiligung weiter Kreise der Bakteriologen platzgreift, ist für die Tagung in Cambridge eine notwendige Voraussetzung, soll eine nachträgliche Enttäuschung über die gefaßten Beschlüsse vermieden werden.

Im Hinblick auf die untereinander stark abweichenden Ansichten über das Wesen einer „natürlichen“ Systematik wollen wir uns zunächst mit den Voraussetzungen und Grundlagen einer solchen beschäf-

¹ ENDERLEIN G., Bakterien-Cyclogenie, Berlin und Leipzig 1925.

tigen und die bei dieser Untersuchung gewonnenen Erkenntnisse für unseren Entwurf verwerten. Anschließend sollen die Schwierigkeiten besprochen werden, die der Aufstellung eines praktisch brauchbaren Bestimmungsschlüssels im Wege stehen und endlich wollen wir an dem Beispiel des Stickstoffkreislaufes ersehen, wie die für systematische Zwecke nicht auswertbaren Ergebnisse physiologischer Untersuchungen der verschiedenen Forcher bei der Aufstellung eines Schemas der biochemischen Mikrobenleistungen dienlich sein können.

I. Grundlagen eines natürlichen Systems der Bakterien

Dem natürlichen System der Organismen liegt die Erkenntnis zugrunde, daß die lebende Materie die Tendenz zu einer Entwicklung vom einfach zum höher organisierten zeigt, wobei das letztere durch eine immer mehr ausgeprägte Spezialisierung der Leistungen sowie eine zunehmende Vergesellschaftung von Einzelwesen gekennzeichnet ist.

Aufgabe der genetischen Forschung ist es nun, jene Wege aufzudecken, die die Entwicklung der einzelnen Organismengruppen genommen hat, und so die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der letzteren klarzulegen. Die auf diese Weise gewonnene Einsicht in die genetischen Beziehungen ist dann bei der Aufstellung des natürlichen Systems zu verwerten. Letzteres soll demnach die Organisationshöhe der einzelnen Organismen erkennen lassen und damit auch die Reihenfolge, in der dieselben im Wandel der Zeiten auseinander entstanden sind.

Soll sich das natürliche System der Bakterien jenem der übrigen Organismen harmonisch einfügen, was wohl unbedingt anzustreben ist, dann muß es den vorstehend angegebenen Bedingungen entsprechen. Wir müssen uns nun die Frage vorlegen, welche Eigenschaften der Bakterien für diese Zwecke verwendbar sind. Aus unseren bisherigen Betrachtungen geht schon hervor, daß sie einen Schluß auf die Organisationshöhe dieser Mikroben zulassen müssen, was vor allem für den Grad der Vergesellschaftung biologischer Einheiten (Kern, Zelle) und für die Spezialisierung der Leistungen zutrifft. Letztere wird sich zunächst nicht auf die gleichzeitig lebenden Individuen einer Zellgemeinschaft beziehen müssen, sondern kann vielmehr auch in den verschiedenen aufeinander folgenden Entwicklungszuständen (Cyclostadien) in Erscheinung treten.

An der Existenz solcher Cyclostadien bei Bakterien ist wohl kaum mehr zu zweifeln. Denn aus den Feststellungen zahlreicher Forcher²

² FUHRMANN F., Entwicklungszyklen bei Bakterien, Verh. d. Ges. Dtsch. Naturforscher und Ärzte, 78. Vers. Stuttgart, II, 278—279 (1906); Beihefte zum bot. Ztbl., I, 23, 1—13 (1907), m. 1 Taf. — MEIROWSKY E., Studien über die Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochäten, Berlin 1914. — JANKE A., Die Essigsäurebakterienflora von Lagerbieren des Wiener Handels, Ztbl. f. Bakt., II. Abt., 45, 1—50 (1916); Allgemeine technische

geht unzweifelhaft hervor, daß Bakterienformen, die als charakteristisch für bestimmte Gattungen gelten, bei Vertretern anderer Gattungen auftreten, und zwar entweder sich aus der sogenannten typischen Form bilden oder aber in diese übergehen. Insbesondere sind es kokkoide Zustände, die bei den verschiedensten Bakterien beobachtet wurden und deshalb als die ältesten Bakterienformen betrachtet werden müssen, zumal sie auch von den Ultramikroben (Prototen) durch keine scharfe Grenze geschieden sind³. Die Annahme kugeliger Gebilde als Erstlingslebewesen steht auch mit den Gesetzen der Oberflächenspannung im Einklang und die Wiederkehr dieser Form im Entwicklungskreis höher organisierter Bakterienarten — und zwar vielfach aus unorganisiertem Plasma (Symplasma) hervorgehend — liefert ferner eine schöne Bestätigung des durch HÄCKEL aufgestellten biogenetischen Grundgesetzes.

Nachdem die Existenz von Entwicklungscyclen bei Bakterien feststeht, müssen wir dem Auftreten aller von der typischen Form abweichen- den Gestalten, wie gebogenen, fädigen, geblähten und verzweigten Abweichungsformen, eine erhöhte Beachtung schenken und mit der Möglichkeit rechnen, daß wir es mit bestimmten bakteriellen Entwicklungs- zuständen zu tun haben, unter denen die verzweigte Form die höchste Entwicklungsstufe darstellen dürfte. Die Feststellung dieser letzteren, also des Gipfels der Cyklode, der sogenannten Kulminante, wird für systematische Zwecke eine ganz besondere Bedeutung erlangen. Die Frage, welche Entwicklungszustände innerhalb einer Cyclode auftreten können und inwieweit auch Geschlechtszellen bei Bakterien vorkommen, läßt sich zur Zeit noch nicht mit Sicherheit beantworten, da die mikroskopischen Befunde der einzelnen Forscher eine abweichende Deutung zulassen. Das Studium dieser Cyclostadien steht im innigsten Zusammenhang mit jenem der Bakterienkerne. Die Annahme eines Urkerns, des Mych, in der Bakterienzelle durch ENDERLEIN kann für die Systematik grundlegende Bedeutung erlangen und bedarf daher dringends einer vielseitigen Nachprüfung. Bewahrheitet sich nämlich die Beobachtung des genannten Forschers betreffend das Auftreten von einzelnen Mych,

Mikrobiologie, I. Bd., Dresden-Leipzig 1924. — LÖHNIS F., Studies upon the life cycles of bacteria. Part I, Memoirs of the National Acad. of Sciences, Washington, U. S. 4, vol. 16, 2. Mem., 1921, 1—252, Plate A—S und I—XXIII. — DERSELBE, und SMITH N. R., Studies upon the life cycles of bacteria. Part II. Journ. of agricult. research, vol. 23, 401—432 (1923), Plate 1—9. — ALMQUIST E., Biologische Forschungen über die Bakterien, Stockholm 1925. — ENDERLEIN G., Bakterien-Cyclogenie, Berlin 1925. — DAVID H., Beiträge zur Morphologie der Bakterien, Ztbl. f. Bakt., II. Abt., 70, 1—29 (1927), 1 Textabb. und 1 Taf.

³ ENDERLEIN G., Über die Grenzgebiete zwischen Bakterien und Prototen. Abhandlungen über die Cyclogenie der Bakterien, H. 1. Berlin und Leipzig 1928.

bzw. von Mychpaaren in den Bakterienzellen, wodurch sich eine natürliche Sonderung aller Bakterien in zwei Gruppen, die Monomychota und Dimychota, ergeben würde, dann ist die jetzt übliche Abtrennung der *Eubacteriales* von den höheren Bakterien unhaltbar geworden.

Die Spezialisierung der einzelnen Cyclostadien eines Entwicklungskreises kommt vor allem in gewissen physiologischen Leistungen zum Ausdruck: so dienen die *Azotobacter*-Formen zur Stickstoffbindung (Arbeitsformen), die Abweichungsformen der Essigsäurebakterien zum Schutze gegen Zellgifte, wie vor allem hohe Alkohol- und Essigsäurekonzentrationen (Kampfformen) u. dgl. m. Bei höherer Organisation äußert sich dann die Spezialisierung in einer Sonderung in einen vegetativen und einen fruktifikativen Teil, wie z. B. bei den Aktinomyceten und in höherer Vollendung bei den Myxobakterien. Entwicklungszustände, die schon lange für systematische Zwecke verwertet werden, sind die Bakteriensporen, die den Chlamydosporen der Pilze entsprechen. Auch das Vorkommen von Begeißelung kann phylogenetisch insoferne von Bedeutung sein, als der Besitz von Geißeln den betreffenden Zellen Freizügigkeit verleiht, die eine nicht zu unterschätzende Waffe im Kampf ums Dasein bildet.

Wenn wir von den Kernverhältnissen zunächst absehen, so ist als erster Ansatz zu einer Vergesellschaftung von Individuen das Aneinanderhängenbleiben von Teilprodukten zu betrachten, wobei es mitunter zu einer Abplattung der Zellwand kommt; so entstehen die Semmelform des Gonokokkus, die Streptokokken- und Sarzinaformen. Sondert sich die Einzelzelle oder die entstandene Zellgemeinschaft gegen außen zu durch eine Schleimhülle ab, wie dies bei der Kapsel-, Scheiden- oder Cönobienbildung der Fall ist, so bedeutet dies einen weiteren Schritt in der genetischen Höherentwicklung.

Die Heranziehung physiologischer Merkmale für Zwecke der Systematik ist grundsätzlich natürlich ebenso gestattet wie die Verwendung von Ergebnissen der vergleichenden Morphologie, soferne nur der Bedingung Genüge geleistet wird, daß die benutzte physiologische Eigentümlichkeit bloß einer ganz bestimmten Stufe der phylogenetischen Entwicklung zukommt. Am ehesten dürfte dies für gewisse, relativ kompliziert zusammengesetzte, durch biochemische Synthese entstandenen Stoffe zutreffen, wie ätherische Öle, Alkaloide, Glucoside, Farb-, Gift- und Leuchtstoffe u. dgl. m.; denn es besteht immerhin die Möglichkeit, daß der morphologischen Höherentwicklung eine solche in der Synthese chemischer Verbindungen parallel läuft. Übrigens haben sich derartige Zusammenhänge bei den Phanerogamen bereits nachweisen lassen, worüber man THOMS⁴ vergleiche. Bei der Verwendung des Vorkommens

⁴ THOMS H., Die Phytochemie als Hilfsmittel zur Lösung phylogenetischer

der hauptsächlichsten Reservestoffe, wie der Kohlenhydrate (Glykogen, Iogen), der Eiweißkörper (Volutin) und der Fette, für systematische Zwecke wird man wohl mit größter Vorsicht verfahren müssen (vgl. RAHN⁵). Vielleicht liefert der feinere chemische Bau der genannten ergastischen Stoffe für diese Zwecke bessere Unterlagen. Denn auch bei den Enzymen zeigt es sich, daß weniger das Vorkommen oder Fehlen gewisser Typen derselben die einzelnen Mikrobengruppen voneinander unterscheidet, sondern vielmehr die subtileren Wirkungsbedingungen, wie die Optimalwerte für den pH und vor allem die Spezifität der Bindung an das Substrat. Dem Vorkommen von Stoffen mit spezifischer Bindung dürfte überhaupt für systematische Zwecke die größte Bedeutung beizumessen sein, weshalb ja auch von einer umsichtigen Anwendung serologischer Methoden trotz zahlreicher Enttäuschungen noch wertvolle systematische Aufschlüsse zu erwarten sind.

Wesentlich ungünstiger zu beurteilen sind jedoch die vielfachen Versuche, aus dem Ablauf des dissimilatorischen Stoffwechsels Schlüsse auf die Höhe der phylogenetischen Entwicklung zu ziehen. Während die biologische Synthese bei der Mannigfaltigkeit der ihr zur Verfügung stehenden Wege zweifelsohne art- bzw. gattungsspezifische Besonderheiten ermöglicht, ist dies bei dem vorwiegend auf Energienutzung gerichteten dissimilatorischen Abbau unmittelbar wohl kaum der Fall, da dieser auf ziemlich gleichartigen Wegen zu relativ einfachen Verbindungen führt. Letzterdings lassen sich ja alle Vorgänge des Betriebsstoffwechsels auf Verschiebungen der Wasserstoff- und der Sauerstoffatome zurückführen. Wie KLUYVER⁶ in einer Reihe ausgezeichneter Arbeiten dargetan hat, kann die WIELANDSCHE Wasserstoffaktivierungstheorie für die Erklärung der Oxydations- und Reduktionsprozesse in der Mikrobenzelle mit Erfolg herangezogen werden; aber auch die hydrolytischen Vorgänge sind als intramolekulare Oxydoreduktionen auffaßbar, wobei freilich nicht der Wasserstoff, sondern die Hydroxylgruppe aktiviert wird. Die wirksamen Zellkatalysatoren, die Wasserstoffatome bzw. Hydroxylgruppen in lockerer Bindung enthalten, werden innerhalb der Zelle ein bestimmtes Potential erzeugen, das von der Konzentration der H- bzw. OH-Ionen abhängig ist. Dieses Oxydations-Reduktionspotential, auf dessen Wichtigkeit für den Ablauf der dissimilatorischen Prozesse auch KLUYVER schon hingewiesen hat, wird durch

Fragen und über die Abhängigkeit chemischer Inhaltsstoffe der Pflanze von äußeren Einflüssen. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, T. 3, H. 6, Berlin und Wien 1927.

⁵ RAHN O., Versuch einer natürlichen Gruppierung der Bakterien. Ztbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 50, 273—293 (1920), m. 2 Textfig.

⁶ Vgl. KLUYVER A. J., und DONKER H. J. L., Die Einheit in der Biochemie. Chemie der Zelle und Gewebe, 13, 134—190 (1926).

die Milieubedingungen beeinflußbar sein; denn wenn auch der Mikrobenzelle ein hohes Pufferungsvermögen eigen ist, so vermag sie doch bedeutende Änderungen des pH auf die Dauer nicht auszugleichen, so daß auch in ihrem Innern eine Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration eintreten wird. Hiedurch ist aber die Möglichkeit gegeben, daß der dissimilatorische Stoffwechsel in andere Bahnen gelenkt wird, wofür wir genügend experimentelle Belege besitzen; es sei nur auf die alkoholische Gärung in alkalischem Milieu, auf die Azetonbildung durch Buttersäurebakterien bei saurer Reaktion, auf die Alkoholbildung durch Essigsäurebakterien aus Zucker unter anaeroben Verhältnissen und auf zahlreiche ähnliche Fälle hingewiesen. Ein Großteil der bisher studierten dissimilatorischen Prozesse wird daher mit seinen nachgewiesenen Endprodukten vielfach als Ergebnis der zufällig gewählten Milieubedingungen erscheinen, so daß er schwerlich ein konstantes Gattungsmerkmal abgeben kann. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß Stoffwechselprozesse, die man anfänglich nur ganz bestimmten Mikroben zuschrieb, sich als sehr weit verbreitet herausstellten, so z. B. der Zelluloseabbau, die Denitrifikation, die Stickstoffbindung, die Oxydation des elementaren Wasserstoffs und andere mehr. Selbst die aerobe Alkoholoxydation, die als charakteristisch für die Essigsäurebakterien gilt, läßt sich nicht als Kennzeichen einer bestimmten Organisationshöhe des Mikrobenplasmas auffassen, da ja auch gewisse Pilze der Gattung *Mycoderma* die gleiche Leistung vollbringen. Je größer die Zahl der Bakterien sein wird, deren Stoffwechsel unter den verschiedensten Bedingungen genau bekannt ist, um so mehr werden die Grenzen zwischen den einzelnen physiologischen Gruppen schwinden und um so klarer wird der polyphyletische Ursprung der in diesen vereinigten Bakterien zu Tage treten. Es wird sich dann zeigen, daß der dissimilatorische Stoffwechsel eine leicht veränderliche Anpassung an die Lebensbedingungen darstellt und daher mit der phylogenetischen Organisationshöhe in keinem Zusammenhang steht. Dies tritt derzeit bereits bei den Schwefelbakterien klar in Erscheinung, denn zur Schwefelspeicherung sind Vertreter fast aller Bakterienformen befähigt, außerdem aber auch Protozoen, woraus schon hervorgeht, daß es sich hier um einen ausgesprochenen Fall von Analogie handelt. Wie leicht man durch den Stoffwechsel zu irrgen Schlüssen verleitet werden kann, soferne man nicht an morphologischen Tatsachen Rückhalt hat, geht aus folgendem Beispiel hervor. In Schnellessigständern finden sich als Überoxydationserreger häufig *Prototheca*-Arten, d. s. gewisse Chlorophyceen, die infolge des Lichtabschlusses apochlorotisch geworden und so zu einer heterotrophen Lebensweise übergegangen sind; auch in Kultur bilden sie zumeist kein Chlorophyll mehr aus. Die Kohlenstoffheterotrophie müßte nun zweifelsohne zur Einreihung dieser Mikroben unter die Pilze führen,

wenn nicht die cytologische Zellorganisation für eine Verwandtschaft mit *Chlorella* sprechen würde.

Mit Rücksicht auf die Schwierigkeit der Abgrenzung vieler der von ihnen aufgestellten Bakteriengattungen haben die amerikanischen Bakteriologen diese vorläufig durch Typen gekennzeichnet, die gewissermaßen als Sammelpunkte für die einander nahestehenden Arten dienen; die Gattungsabgrenzung soll auf einen späteren Zeitpunkt verschoben werden, bis reichlicheres Artenmaterial vorliegt. BREED⁷ hat die Meinung geäußert, daß die europäischen Bakteriologen im allgemeinen und Verf. im besonderen diese Typenaufstellung nicht gebührend beachtet hätten. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß Verf.⁸ bereits vor zwölf Jahren einen gleichen Vorgang bei Essigsäurebakterien (vor allem bei der *Hansenianum*-Gruppe) eingeschlagen hat, demnach die Beweggründe, die zur Aufstellung dieser Typen führten, wohl zu würdigen weiß. Für die Beurteilung des amerikanischen Bakteriensystems ist es jedoch vollständig gleichgültig, ob die physiologischen Gattungen in ihren Grenzen abgesteckt oder aber — bei offenen Grenzen — bloß durch Typen gekennzeichnet sind; denn auch im letzteren Falle muß Klarheit darüber herrschen, welche der für den Typus angegebenen Eigenschaften eben als typisch für die systematische Einheit zu gelten haben. Handelt es sich nun aber bei diesen typischen Eigenschaften um Besonderheiten des Stoffwechsels, die nicht als charakteristisch für eine bestimmte phylogenetische Entwicklungsstufe gelten können, vielmehr einen polyphyletischen Ursprung der zu einer Kategorie vereinigten Spezies vermuten lassen, dann kann diese systematische Einheit nicht als eine solche im natürlichen System anerkannt werden.

Die vom amerikanischen Komitee neu aufgestellten physiologischen Gattungen sind fast alle durch Aufteilung des Genus *Bacterium* Ehrenberg entstanden. Da jedoch über die Organisationshöhe der unter letzterem vereinigten Arten zur Zeit noch nichts Näheres mit Sicherheit bekannt ist, dürfte es sich wohl empfehlen, das Genus *Bacterium* Ehrenberg vorläufig noch beizubehalten und innerhalb desselben eine Zusammenfassung der Arten in Gruppen vorzunehmen, wie das LEHMANN und NEUMANN⁹ in der 7. Auflage ihrer Bakteriologie auch bereits getan haben; wenn jedoch die genannten Forscher diese Gruppen als Subgenera bezeichnen, so kann dies wohl leicht zu der irrtümlichen Auffassung Veranlassung geben, daß jedem dieser Subgenera eine bestimmte Organisationshöhe entspricht.

⁷ BREED R. S., The present status of systematic bacteriology. Journal of bacteriology, **15**, 143—163 (1928).

⁸ JANKE A., Über die Essigsäurebakterienflora von Lagerbieren des Wiener Handels. Ztbl. f. Bakt., II. Abt., **45**, 1—50 (1916).

⁹ LEHMANN K. B. und NEUMANN R. O., Bakteriologie, insbesondere Bakteriologische Diagnostik. 7. Aufl., München 1927.

Zusammenfassend läßt sich demnach folgende Übersicht über die für Zwecke einer natürlichen Systematik geeigneten Eigenschaften der Bakterienzelle geben.

A) Karyologische: Zahl und Wertigkeit der Kerne, Teilungszustände derselben und Lagerung dieser innerhalb der Zelle.

B) Morphologische:

1. Bakteriensporen, deren Vorhandensein oder Fehlen, deren Form und Größenverhältnisse;
2. Typische Form der Zelle;
3. Abweichungsformen (Cyclostadien), die
 - a) der Vermehrung dienen (Gonidien),
 - b) die Ausnutzung gewisser Lebensumstände ermöglichen (Arbeitsformen),
 - c) zur Überwindung ungünstiger Lebensverhältnisse geeignet sind (Kampfformen),
 - d) Verzweigungen aufweisen und so mitunter Rückschlüsse auf die Kernverhältnisse erlauben,
 - e) dem Entwicklungsgipfel, der Kulminante, entsprechen;
4. Begeißelung, ob vorhanden oder nicht, bzw. Art derselben;
5. Ansätze zur Bildung von Zellgemeinschaften:
 - a) Aneinanderhängenbleiben der Teilprodukte (Bildung von Diplokokken, Streptokokken, Pediokokken, Sarzinaformen),
 - b) Abschließung von Teilprodukten nach außen zu durch Schleim (Bildung von Kapseln, Scheiden, Cönobien usw.).

C) Chemisch-physiologische: diese jedoch nur insoweit, als ihr Auftreten einer bestimmten Organisationshöhe des Bakterienplasmas entspricht:

1. Chemische Zusammensetzung von Zellstoffen, die durch biologische Synthese entstanden sind und eine komplizierte Zusammensetzung aufweisen, wie ätherische Öle, Alkaloide, Glucoside, eventuell auch Farb-, Gift- und Leuchtstoffe;
2. Stoffe mit Bindungsspezifitäten (Enzyme, Antigene);
3. Produkte des dissimilatorischen Stoffwechsels nur insoferne, als ihr Auftreten an ganz bestimmte Cyclostadien geknüpft ist (Leistungsspezialisierung);
4. Verhalten gegenüber Luftsauerstoff und Temperatur (nur mit größter Vorsicht zu verwenden!).

Was die Nomenklatur der Bakterien anlangt, besteht wohl kein Zweifel darüber, daß die in der Botanik allgemein übliche binominale Bezeichnungsweise anzuwenden ist. Als Datum, von dem an die bakteriologische Nomenklatur gerechnet werden soll, haben die beim 4. Internationalen botanischen Kongreß in Ithaka (1926) anwesenden Bakteriologen — in Übereinstimmung mit den Botanikern — den Zeitpunkt des Erscheinens von LINNÉS wichtigstem Werk „Species plantarum“ (1753) empfohlen; ob man dieses Jahr oder 1828 (EHRENBERG) wählt, läuft

praktisch fast auf das gleiche hinaus, da aus der Zeit vor EHRENBURG kaum zuverlässliche bakteriologische Untersuchungen vorliegen.

Von den durch das amerikanische Komitee seinerzeit als *nomina conservanda* vorgeschlagenen 16 Gattungen dürften die folgenden im natürlichen System Platz finden können:

1. **Streptococcus** Billroth, 1874 [BILLROTH, Untersuchungen über die Vegetationsformen von *Coccabacteria septica*, Berlin 1874].

Typus: muß erst festgesetzt werden, da der hiefür zumeist verwendete *St. pyogenes* Rosenbach zufolge ENDERLEIN einer phylogenetisch höherstehenden Entwicklungsstufe angehören soll.

2. **Micrococcus** Cohn, 1872 [COHN F., Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I., Heft 2, 154 (1872)].

Typus: *M. luteus* (Schröter) Cohn, 1872.

3. **Sarcina** Goodsir, 1842 [GOODSIR, Edinborough Medic. and Surg. Journ., April 1842].

Typus: *S. ventriculi* Goodsir.

4. **Bacterium** Ehrenberg, 1830¹⁰ [EHRENBURG, Abh. d. Akad. d. Wissenschaften, Berlin 1828, S. 15; Symbolis physicis. Evertebrata I. Phytozoa 1828. Tab. I et II].

Typus: *B. triloculare* Ehrenberg; diese Art ist nicht mehr zu identifizieren, da sie jedoch zufolge ENDERLEIN monotrich war, wäre eine andere monotrichie Art als Typus festzusetzen (vgl. S. 16). Die Gattung selbst soll jedoch bis auf weiteres sowohl die monotrichen als auch die peritrichen Stäbchen umfassen.

5. **Bacillus** Cohn, 1872, emend. Hüppe [COHN F., Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I., Heft 2, 174 (1872)].

Typus: *B. subtilis* (Ehrenberg) Cohn [EHRENBURG, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen, Leipzig 1838].

6. **Spirillum** Ehrenberg, 1833 [EHRENBURG, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen, Leipzig 1838].

Typus: *Sp. undula* (Müller, 1776) Ehrenberg [MÜLLER O. F., Zoologiae Danicae prodromus 1776, 203; Animalcula infusoria 1786, S. 43].

7. **Actinomyces** Harz, 1877 [HARZ, Jahresb. Münch. Central. Thierarzneischule 1877, S. 781].

Typus: *A. bovis* Harz.

¹⁰ Diese Gattung ist später durch die amerikanischen Bakteriologen in eine ganze Reihe von Gattungen zerlegt worden.

8. *Leptotrichia* Trevisan, 1879¹¹ [TREVISAN, Reale Instituto Lombardo die Scienze e Lettere, IV, 1879].

Typus: *L. buccalis* (Robin) Trevisan [ROBIN, *Leptothrix buccalis*, Archives de Physiologie, Bd. 186].

Bezüglich der übrigen vom amerikanischen Komitee vorgeschlagenen nomina conservanda sei folgendes bemerkt:

1. *Leuconostoc* van Tieghem, 1879 [VAN TIEGHEM, Ann. des Sciences nat. 6 ser., VII., 180].

Typus: *L. mesenterioides* (Cienkowski, 1878).

Leuconostoc kann nur dann als eigene Gattung anerkannt werden, wenn innerhalb der Schleimmassen ganze Ketten anzutreffen sind; sollten jedoch immer nur je zwei Zellen in einer Gallerie eingebettet sein, dann müßten die hieher gerechneten Arten zu *Streptococcus* gezogen werden, da auf zuckerfreien Nährböden ausgesprochene Ketten gebildet werden und die Kettenform eine höhere Entwicklungsstufe als die in Schleim eingebettete Diploform vorstellt.

2. *Staphylococcus* Rosenbach, 1884.

Da die Bildung traubenförmiger Haufen bei den meisten Mikrokokken eintreten kann, ist diese Gattung in die ältere *Micrococcus* Cohn einzubeziehen.

3. *Vibrio* Müller, 1776.

Unter den von O. F. MÜLLER in seinen Werken *Zoologica Danicae prodromus*, 1776, S. 203, und *Animalcula infusoria*, 1786, S. 43, unter der Bezeichnung *Vibrio* angeführten Mikroben (Bakterien und Protozoen) ist kein einziger Organismus, der mit dem übereinstimmt, was man heutzutage unter *Vibrio* versteht; deshalb sollte dieser Gattungsname eigentlich dem jüngeren *Microspira* Schröter, 1886 weichen [SCHRÖTER, Kryptogamenflora von Schlesien. Pilze, 1886, S. 168]. Da jedoch die Genusbezeichnung *Vibrio* schon sehr stark eingebürgert ist, wäre zu erwägen, dieselbe in der LÖFFLERSchen Abänderung anzunehmen.

Typus: *M. comma* (Koch) Schröter [Koch R., Berl. klin. Wochenschr. 1884, S. 31].

4. *Serratio* Bizio, 1823, und *Chromobacterium* Bergonzoni, 1881, sind auf die Farbstoffproduktion allein begründet ohne die geringsten Anhaltpunkte dafür, daß die Bildung dieser Farbstoffe mit der Organisationshöhe im Zusammenhang steht. Diese Gattungen sind daher zu streichen.

5. *Acetobacter* Beijerinck, 1901, erscheint auf eine Besonderheit des dissimilatorischen Stoffwechsels allein aufgebaut; außer der oxydativen Fähigkeit und der Kurzstäbchengestalt als typische Form haben die hier vereinigten Spezies nichts Gemeinsames, so sind auch die als charakteristisch geltenden geblähten Abweichungsformen nicht bei allen Arten anzutreffen. Selbst wenn man gemäß der amerikanischen Fassung nur die unbegeißelten Arten hieher stellt, bestehen auch unter diesen sehr große Unterschiede; man vergleiche nur *Bact. aceti* Hansen, *Bact. xylinum* Brown und *Bact. curvum* Henneberg miteinander. Zieht man aber nach dem Vorgang von

¹¹ *Leptotrichia* Trevisan genießt vor *Syncrotis* Enderlein (1917) die zeitliche Priorität.

VISSEER T'HOOFT¹² die beweglichen Essigsäurebakterien hinzu, so erhöhen sich die Unterschiede noch beträchtlich. Die Gattung *Acetobacter* kann daher nicht als systematische Einheit im natürlichen Systeme betrachtet werden.

6. *Clostridium* Prazmowski, 1879.

Diese Gattung umfaßt im amerikanischen System alle Arten von sporenbildenden Stäbchen, die eine mehr weniger anaerobe Lebensweise zeigen. Da es sich demnach um eine Eigenheit des dissimilatorischen Stoffwechsels handelt, empfiehlt sich die Anerkennung dieser Gattung wohl kaum.

7. *Rhizobium* Frank, 1889.

Mit Rücksicht auf den Umstand, daß zufolge den Untersuchungen ENDERLEINS zwischen den Knöllchenbakterien und gewissen Essigsäurebakterien möglicherweise verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, wird mit der Anerkennung dieser Gattung besser noch zugewartet.

II. Entwurf zu einem natürlichen Bakteriensystem

Bei der Aufstellung dieses Entwurfes waren folgende Gesichtspunkte maßgebend:

1. An den eingebürgerten Gattungsbezeichnungen soll nach Möglichkeit festgehalten und jede überflüssige Namensänderung vermieden werden.

2. Für die Stellung im System soll in erster Linie die vermutliche Organisationshöhe der Bakterien entscheidend sein.

3. Die Spezies innerhalb der z. T. sehr umfangreichen Gattungen, wie vor allem der Gattungen *Bacillus* und *Bacterium*, werden in Gruppen zusammengefaßt. Für diesen Zusammenschluß soll grundsätzlich die Gesamtheit der Eigenschaften maßgebend sein; nur wo dies nicht möglich ist, wird eine einzige Eigenschaft der Einteilung zugrunde gelegt. Diesen Gruppen kommt keineswegs der Charakter von systematischen Einheiten im natürlichen System zu, dieselben sollen vielmehr nur den Überblick über die große Schar der Arten innerhalb der Gattung erleichtern. Diese Unterteilung der Gattungen nach vielfach praktischen Gesichtspunkten ist natürlich bloß als vorübergehende Einrichtung gedacht. Wenn wir späterhin einen klareren Einblick in die verwandtschaftlichen Beziehungen der Bakterien gewonnen haben, kann an den Abbau dieses Gruppensystems geschritten werden. Hiebei sowie bei einer eventuell schon früher notwendigen Umgruppierung der Arten innerhalb der Gattung kommt dann der Umstand sehr zustatten, daß alle Spezies die gleiche Gattungsbezeichnung tragen und daher die sehr unangenehmen Umbenennungen vermieden werden.

4. Dem Auftreten von Abweichungsformen, vor allem von gebürtigen, fädigen und verzweigten, wurde besondere Beachtung geschenkt

¹² VISSEER T'HOOFT, F., Biochemische Onderzoeken over het Geslacht *Acetobacter*. Dissertation, Delft 1925.

und dasselbe für die Stellung der betreffenden Gattung bzw. Gruppe im System verwertet.

5. Die Purpur- und Schwefelbakterien — mit Ausnahme der fädigen — sind nicht abgehandelt, da eine restlose Einordnung aller Formen derselben in das natürliche System bei dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse auf unüberwindliche Hindernisse stößt. Solange nicht eingehende Überprüfungen der durch WINOGRADSKY, MIYOSHI und andere aufgestellten Gattungen vom cyclogenetischen Standpunkte aus vorliegen, wird man diese Bakterien besser noch gesondert stellen.

6. Von einer Abtrennung der *Eubacteriales* von den *Actinomycetales* wurde Abstand genommen, da die Grenze zwischen beiden schwer zu ziehen ist und ferner — wie oben bereits bemerkt wurde — bei Bestätigung der ENDERLEINSchen Mych-Lehre sich eine ganz andere Abgrenzung ergeben würde. Es dürfte sich überhaupt empfehlen, vor völliger Klarstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Bakterien untereinander auf die Aufstellung von Ordnungen zu verzichten.

In der nachfolgenden Übersicht sind die durch ENDERLEIN einerseits und das „Committee of the Society of American Bacteriologists“ anderseits angegebenen Gattungsnamen in eckiger Klammer beigefügt, und zwar die ersteren durch Vorsetzung eines **E**, die letzteren durch jene eines **C** gekennzeichnet.

1. Familie Coccaceae: Typische Wuchsform kugelig. Die Mehrzahl der Arten sporenfrei und grampositiv.

1. Gattung: *Micrococcus* Cohn, 1872¹³: Zellen einzeln, zu mehreren (2—4) oder in regellosen Haufen; grampositiv.

Typus: *M. luteus* (Schröter) Cohn.

2. Gattung: *Neisseria* Trevisan, 1885¹⁴: Zellen zu zweien, gegeneinander abgeplattet, gramnegativ (**E**: *Diplococcus* Autor.; **C**: *Neisseria* Trevisan].

Typus: *N. gonorrhoeae* (Neisser) Trev.

3. Gattung: *Streptococcus* Billroth, 1874: Individuen in Ketten. Typus[?]¹⁵

¹³ Eine vorläufige Teilung dieser Gattung in physiologische Gruppen wäre eventuell in Betracht zu ziehen.

¹⁴ Die Verwendung der Gattungsbezeichnung *Diplococcus* Autor., die wohl die historische Priorität hätte, empfiehlt sich nicht, da Verwechslungen mit dem WEICHSELBAUMSchen *Diplococcus* (*Pneumococcus*) entstehen könnten.

¹⁵ Da zufolge ENDERLEIN (Bakterien-Cyclogenie, 1925) der bisher als Typus angenommene *Str. pyogenes* Rosenbach eine höher organisierte Form vorstellen soll, muß ein neuer Typus gewählt werden.

1. *Streptus*-Gruppe: Zellen ohne Schleimhülle.
Typus: *Str. lactis* (Lister) Löhni.
2. *Leuconostoc*-Gruppe: Zellen bei Saccharose-Gegenwart Zooglöen bildend.
Typus: *Str. mesenteroides* (Cienkowski, 1878) [E u. C: *Leuconostoc* Van Tieghem].
3. *Pneumococcus*-Gruppe¹⁶: Zellen zu je zweien in einer Kapsel; mitunter kommen stäbchen- und kolbenartige Gestalten vor.
Typus: *Str. lanceolatus* Gamaleia [E: *Mogallia* Enderl.; C: *Diplococcus* Weichselbaum].
4. *Pyogenes*-Gruppe:¹⁷ Mitunter Bildung von Stäbchen und Fäden
Typus: *Str. pyogenes* Rosenbach [E: *Pseudostreptus* Enderl.].

4. **Gattung: *Sarcina*** Goodsir, 1842: Individuen in regelmäßigen Paketen.
Typus: *S. ventriculi* Goodsir.

1. *Lutea*-Gruppe: Keine Abplattung der Individuen gegeneinander.
Typus: *S. lutea* Schröter [E: *Phacelium* Enderl.]
2. *Eusarcina*-Gruppe: Abplattung der Individuen gegeneinander.
Typus: *S. ventriculi* Goodsir. [E: *Sarcina* Goodsir, begeißelt; *Paulosarcina* Enderlein, unbegeißelt]¹⁸.

2. **Familie *Bacillaceae*:** Typische Wuchsform gerade Stäbchen, vorwiegend grampositiv, mit Bildung von Endosporen, begeißelt oder nicht.

1. **Gattung: *Bacillus*** Cohn, 1872, emend. Hüppé: Als Kulminante Langstäbchen mit Gonidienbildung.
Typus: *Bac. subtilis* (Ehrbg.) Cohn.

A) Anaerobe, zumeist peritrich begeißelte Stäbchen, Mutterzelle

¹⁶ Trifft die Behauptung ENDERLEINS zu, daß in der Kulminante das Kurzstäbchen (Dimychit) vorherrscht, dann müßte bei variationsstatistischen Zellmessungen die Mode für die Länge der Zelle rechts vom Mittelwert zu liegen kommen. Da jedoch dieses Cyclostadium nur im menschlichen und tierischen Körper auftreten soll, wären solche Untersuchungen wohl in pathologischen Instituten vorzunehmen. Über variationsstatistische Zellmessungen im allgemeinen vgl. JANKE A., Ztbl. f. Bakt., II. Abt., 74, 26—44 [1928].

¹⁷ Bewahrheitet sich die Angabe ENDERLEINS betreffend die hohe Entwicklungsstufe der Kulminante, dann muß diese Gruppe wohl aus der Gattung *Streptococcus* ausscheiden und zu den *Bacteriaceae* oder einer noch höheren Familie gestellt werden.

¹⁸ Es wäre erwägenswert, bei den Gattungen *Micrococcus* und *Sarcina* je eine Gruppe mit Sporenbildungsvermögen zu unterscheiden.

aufgetrieben: **I. Hauptgruppe: *Anaerobio-Bacillus*.** [C: *Clostridium* Prazmowski].

a) Sporen zumeist endständig, Plektridien-Bildung.

1. *Verrucosus-* (*Putrificus-*) Gruppe: Typische Eiweißzersetzer (Hirnreischwärzung).
Typus: *Bac. verrucosus* (Zeißler) Lehm. et Süßm. (Syn.: *Paraplectrum foetidum* Weigmann).
2. *Botulinus-Tetani-* Gruppe [E: *Plectridium* Fischer, 1895]: Vorwiegend Eiweißzersetzer (Hirnreischwärzung). Auftreten fädiger Wuchsformen. Bildung von Neurotoxinen.
Typus: *Bac. tetani* Nicolaier [C: *Clostr. tetani* (N.)].
3. *Chauvoei-Novyi-* Gruppe (Rauschbrand-Gruppe): Bildung von Blähformen bzw. Fäden. Aus Kohlenhydraten wird Säure (vor allem Buttersäure) und Gas gebildet; Eiweißabbau.
Typus: *Bac. Chauvoei* Arloing, Cornevin et Thomas [C: *Clostr. chauvoei* (A., C. et Th.)], Rauschbrandbazillus.
4. *Cellulobacillus-* Gruppe: Zerlegung von Cellulose unter Säure- und Gasbildung.
Mesophiler Typus: *Bac. cellulosae dissolvens* Khouvine. [C: *Clostr. dissolvens* (Khouv.) Bergey et al.].
Thermophiler Typus: *Bac. thermocellus* Viljoen, Fred et Peterson [C: *Clostr. therm.* (V., F. et P.)].
- b) Sporen vorwiegend mittelständig; zumeist Clostridien-Bildung.
5. *Welchii-* Gruppe (Gasbrandgruppe): Eiweiß zersetzende Buttersäurebakterien (Gelatineverflüssigung, aber keine Hirnreischwärzung), peritrich Begeißelung.
Typus: *Bac. phlegmonis emphysematosae* Fränkel (Syn.: *Bac. Welchii* Migula) [C: *Clostr. welchii* (Migula) Holland.].
6. *Amylobacter-* Gruppe (Buttersäurebakterien): Unbegeißelte Sporenbildner; keine Gelatineverflüssigung. Blaufärbung mit Jod.
Typus: *Bac. amylobacter* Van Tieghem emend. A. Meyer et Brede-mann (Syn.: *Bac. saccharobutyricus* v. Klecki) [C: *Clostr. butyricum* Prazmowski].
- B) Aerobe (zumeist peritrich) begeißelte Sporenbildner: **II. Hauptgruppe: *Aerobio-Bacillus*.** [C: *Bacillus* Cohn, emend. Comm. S. A. B.].
 - a) Sporen zumeist endständig.
 7. *Macerans-* Gruppe: Polare Begeißelung. Acetonbildner.
Typus: *Bac. macerans* Schardinger.

8. *Pasteurii*-Gruppe: Peritrich Begeißelung. Harnstoffvergärer (Syn.: *Urobacillus* Miquel).
Typus: *Bac. Pasteurii* (Miquel) Migula (Syn.: *Bac. probatus* A. Meyer et Viehoever).
 - b) Sporen vorwiegend mittelständig.
 - a) Im Gelatinestich keine abstehenden Ästchen.
9. *Subtilis*-Gruppe: Bouillon geträbt unter Häutchenbildung. Kartoffelkultur später mehlig bestäubt.
Typus: *Bac. subtilis* (Ehrbg.) Cohn (Heubazillus).
10. *Mesentericus*-Gruppe: Stäbchen größer als bei der *Subtilis*-Gruppe. Kartoffelkultur späterhin mit faltigen, gekröseartigen Erhebungen.
Typus: *Bac. vulgatus* (Flügge) Migula (Syn.: *Bac. mesentericus vulgatus* Flügge), Kartoffelbazillus.
11. *Thermophilus*-Gruppe: Thermophile Bazillen; im kulturellen Wachstum teils *Subtilis*, teils *Mesentericus* ähnlich.
Typus: ? (Es scheinen sowohl peritrich als auch lophotrich begeißelte Vertreter vorzukommen.)
12. *Megatherium*-Gruppe: Große peritrich begeißelte Stäbchen, zum Teil schlecht färbar. Kartoffelkultur *Coli* ähnlich.
Typus: *Bac. megatherium* De Bary.
13. *Asterosporus*-Gruppe: Große, peritrich begeißelte Stäbchen, sporetragende Zelle stark aufgetrieben, Verflüssigung der Kolonien auf Gelatineplatten *Subtilis* ähnlich, Kartoffelkultur an *Coli* erinnernd.
Typus: *Bac. asterosporus* (A. Meyer) Migula.
 - β) Im Gelatinestich zumeist mit abstehenden Ästchen.
14. *Mycoides-Ellenbachensis*-Gruppe: Große, peritrich begeißelte Stäbchen, mit nur schwach abgerundeten Enden.
Typus: *Bac. mycoides* Flügge, Wurzelbazillus.
15. *Sphaericus*-Gruppe: Spindelförmige Zellen, gramnegativ; schwache Gelatineverflüssigung.
Typus: *Bac. sphaericus* A. Meyer et Neide.
16. *Anthracis*-Gruppe: Stäbchen mit abgeplatteten Enden, Faden- und Gonidienbildung [E: *Migulanum* Enderl.].
Typus: *Bac. anthracis* Cohn et Koch, Milzbrandbazillus.

2. **Gattung: *Azotobacter*** Beijerinck, 1901: Als Kulminante teils hefeartig erweiterte, teils verzweigte Wuchsgestalten; Gonidienbildung. Sporenbildende Stäbchen gehören zum Entwicklungskreis (LÖHNIS).
Typus: *Azotobacter chroococcum* Beijerinck.

3. Familie *Bacteriaceae*: Typische Wuchsform gerade Stäbchen, vorwiegend gramnegativ, ohne Bildung von Endosporen, begeißelt oder nicht.

1. Gattung: *Bacterium* Ehrenberg: Zellen m. m. zylindrisch. Vorwiegend aerobe Arten mit oder ohne Bewegungsvermögen.

Typus: *Bacterium aeruginosum* Schröter.

A) Polar begeißelte, gramnegative Stäbchen. **I. Hauptgruppe: *Pseudomonas*¹⁹.**

a) Autotrophe Oxydationsmikroben²⁰.

1. *Methanomonas*-Gruppe: Monotrichie Stäbchen, die sich rein anorganisch ernähren können und CH_4 zu CO_2 und H_2O oxydieren [C: *Methanomonas* Orla-Jensen, 1909].

Typus: *Bact. methanicum* Söhngen [C: *Methan. meth.* (S.) O.-J.].

2. *Carboxydomonas*-Gruppe: Atriche, autotrophe Stäbchen, die CO zu CO_2 oxydieren [C: *Carboxydomonas* Orla-Jensen, 1909].

Typus: *Bact. oligocarbophilus* Beijerinck et van Delden [C: *Carboxyd. olig.* (Beij. et van Deld.) O.-Jens.].

3. *Nitrosomonas*-Gruppe: Monotrichie Stäbchenbakterien, die Ammoniumsalze zu Nitriten oxydieren [C: *Nitrosomonas* Winogradsky, 1892].

Typus: *Bact. Nitrosomonas* (Winogr.) Lehm. et Neum. [C: *Nitrosomonas europaea* Winogradsky].

b) Monotrichie oder lophotrichie Stäbchenbakterien mit heterotropher Ernährung.

4. *Punctatum*-Gruppe: Monotrichie Stäbchen, zumeist ohne Bildung von Farbstoffen, bzw. Bakteriofluorescein [E: *Bacterium* Ehrbg.; C: *Achromobacter* Bergey et al. p. p.].

Typus: *Bact. punctatum* (Zimm.) Lehm. et Neum. [C: *Achromobacter punct.* (Zimm.) Bergey et al.].

¹⁹ *Pseudomonas* Migula als Subgenus zu betrachten, hätte viel für sich; da jedoch zufolge ENDERLEIN (vgl. S. 9) das EHRENBURGSche *Bact. triloculare* monotrich war und daher für das Genus *Bacterium* eine monotrichie Art als Typus zu wählen wäre, soll hievon vorläufig bis zur Klärung dieser Frage Abstand genommen werden.

²⁰ Da die hier angeführten Oxydationsmikroben ganz spezifischen Leistungen angepaßt sind und die genetischen Beziehungen derselben zu anderen besser bekannten Bakterien noch der Klärung bedürfen, sollen vorläufig die drei Gruppen *Methanomonas*, *Carboxydomonas* und *Nitrosomonas* noch beibehalten werden. Eine *Hydrogenomonas*-Gruppe jedoch hat keine Berechtigung mehr, da die Fähigkeit zur Wasserstoffoxydation unter den Bakterien ziemlich verbreitet ist und das als Typus angenommene *Bact. pantotrophum* Kaserer dem *Bact. turcosum* (Zimm.) Lehm. et Neum. nahesteht, daher zur *Aeruginosum*-Gruppe zu rechnen ist.

5. *Aeruginosum*-Gruppe: Monotrichie Stäbchen, zumeist mit Bildung von Farbstoffen, bzw. von Bakterienfluorescein [E: *Bacterium* Ehrbg.; C: *Pseudomonas* Migula, emend. Comm. S. A. B.]. Typus: *Bact. aeruginosum* (Schröter) Migula (Syn.: *Bact. pyocyanum* (Gessard, Flügge) L. et N.].
6. *Fluorescens*-Gruppe²¹: Lophotrichie Stäbchenbakterien, zumeist mit Bildung von Bakteriofluorescein [E: *Lamprella* Enderlein, 1917; C: *Pseudomonas* Migula, emend. Comm. S. A. B.]. Typus: *Bact. fluorescens* (Flügge) L. et N. [C: *Ps. aeruginosa* (Schröter) Migula].

B) Peritrichie oder atriche Stäbchenbakterien.

- a) Keine fädigen und verzweigten Wuchsgestalten: **II. Hauptgruppe: *Eubacter*.**
 - a) Autotrophe Oxydationsmikroben.
7. *Nitrobacter*-Gruppe: Oxydation von Nitriten zu Nitraten. Kapselbildung [C: *Nitrobacter* Winogradsky, 1892]. Typus: *Bact. Nitrobacter* (Winogradsky) L. et N. [C: *Nitrobacter winogradskyi* Buchanan].
8. *Haemophilus-Dialister*-Gruppe: Atriche Stäbchen; pathogen.
 - 8a) Aerober Typus: *Bact. influenzae* (R. Pfeiffer) L. et N. [C: *Hemophilus* Comm. S. A. B.].
 - 8b) Anaerober Typus: *Bact. pneumosintes* Olitsky et Gates, 1921 [C: *Dialister* Bergey et al.].
- B') Auf den gewöhnlichen Nährböden gutes Wachstum.
- a') Keine Farbstoffbildung. Keine Gelatineverflüssigung.
- a') Vorwiegend atriche Stäbchen. Keine Gasbildung aus Glucose. Pathogen.
9. *Brucella*-Gruppe: *Coli* artiges Wachstum der Kolonien. Typus: *Bact. melitense* (Bruce) Saisava [C: *Alcaligines melitensis* (Bruce)].

²¹ Die in *Phytomonas* Bergey et al. vereinigten Arten sind teils zur *Fluorescens*-, teils zur *Aeruginosum*- oder *Punctatum*-Gruppe zu rechnen. Ähnliches gilt von den polar begeißelten Arten der „Gattung“ *Cellulomonas* Bergey et al.; die peritrichen und atrichen Spezies hingegen sind der *Flavum*-, *Aerogenes*- oder *Coli*-Gruppe zuzuzählen.

10. *Pasteurella-Pestis*-Gruppe: Plumpe Kurzstäbchen mit Polfärbung, oft kokkenartig. Zumeist dürftiges Wachstum auf Kartoffel [C: *Pasteurella Trevisan*].
Typus: *Bact. septicaemiae haemorrhagiae* Hüppe [C: *Pasteurella avicida* (Kitt) Trevisan, Erreger der Hühnercholera].
β') Atriche Stäbchen. Gasbildung aus Glucose.
11. *Aerogenes*-Gruppe²²: Aus Lactose Gas- und Säurebildung, daher auch Koagulation von Milch.
Typus: *Bact. aerogenes* (Escherich) Lehm. et Neum. [C: *Aerobacter aerog.* (Esch.) Beijerinck].
12. *Pneumoniae*-Gruppe²³: Aus Lactose wird kein Gas gebildet und Milch nicht koaguliert. Im Tierkörper Kapselbildung [E: *Calymmatobacterium Arago* et Vienna, 1913; C: *Klebsiella Trevisan*, 1885].
Typus: *Bact. pneumoniae* Friedländer [C: *Klebs. pneum.* (Fr.) Trev.].
γ') Peritrich begeißelte Stäbchen mit oder ohne Gasbildung aus Glucose, oder atriche Stäbchen, dann aber ohne Gasbildung aus Glucose.
A'') Keine Gasbildung aus Glucose; Bildung von Acetylmethylcarbinol:
Typhi-Dysenteriae-Gruppe [C: *Eberthella Buchanan*, 1918].
13. *Typhi*-Gruppe: Peritrich begeißelte Stäbchen.
Typus: *Bact. typhi* Eberth-Gaffky [C: *Eberthella typhi* (Schröter) Buchanan].
14. *Dysenteriae*-Gruppe: Atriche Stäbchen.
Typus: *Bact. dysenteriae* (Shiga-Kruse) Lehm. et Neum. [C: *Eberthella dys.* (Shiga) Bergey et al.].
B'') Gasbildung aus Glucose.
15. *Enteritidis*- oder *Salmonella*-Gruppe: Milch wird nicht koaguliert, aus Lactose kein Gas gebildet. Vorkommen im tierischen Darmtrakt [C: *Salmonella Lignières*, 1900]²⁴.

²² CASTELLANI und CHALMERS haben die Arten der Gruppen *Aerogenes* und *Cloacae* wegen deren Fähigkeit zur Bildung von Acetylmethylcarbinol zu dem Genus *Aerobacter* Beij. zusammengezogen.

²³ Zufolge LÖHNIS soll *Bact. pneumoniae* dem *Bact. radicicola* nahestehen; soferne dies zutrifft, muß die *Pneumoniae*-Gruppe höher im System zu stehen kommen.

²⁴ LEHMANN und NEUMANN vereinigen die Spezies der Gruppe zur Sammelart *Bact. Salmonella*. ENDERLEIN faßt die *Typhi*-, *Dysenteriae*-, *Salmonella*- und *Coli*-Gruppe zur Gattung *Aeystia* Enderlein, 1917, zusammen.

Typus: *Bact. enteritidis* (Gärtner, 1888) [C: *Salmon. enter.* (G)].

16. *Coli*-Gruppe: Milch wird koaguliert und nicht nur aus Glucose, sondern auch aus Lactose Gas erzeugt, sowie Indol gebildet [C: *Escherichia* Castellani et Chalmers].

Typus: *Bact. coli* (Escherich) Lehm. et Neum.

b') Keine Farbstoffbildung, jedoch Gelatineverflüssigung.

17. *Cloacae*-Gruppe: Säuerung von Glucose und Lactose, zumeist auch Bildung von Gas und von Acetylmethylecarbinol.

Typus: *Bact. cloacae* (Jordan) Lehm. et Neum. [C: *Aerobacter cloacae* (Jord.) Bergey et al.].

c') Bildung eines nicht diffusiblen Farbstoffes. Zumeist Gelatine-Verflüssigung (Gruppe: *Chromobacter*).

18. *Prodigiosum*-Gruppe: Bildung eines fuchsinroten Farbstoffes [E: *Dicrobactrum* Enderlein, 1917; C: *Serratia* Bizio, 1823.].

Typus: *Bact. prodigiosum* (Ehrbg.) Lehm. et Neum. [C: *Serratia marcescens* Bizio].

19. *Violaceum*-Gruppe: Bildung eines violetten oder blauen Farbstoffes [C: *Chromobacterium* Bergonzoni, 1881].

Typus: *Bact. violaceum* (J. Schröter) Lehm. et Neum. [C: *Chr. viol.* (B.) Bergey et al.].

20. *Flavum*-Gruppe: Bildung eines gelben Farbstoffes [C: *Flavobacterium* Bergey et al., 1923].

Typus: *Bact. aquatile* (Frankland) [C: *Flavob. aqu.* (F.) Bergey et al.].

b) Unter besonderen Umständen treten fädige, zum Teil auch verzweigte Wuchsgestalten auf: **III. Hauptgruppe: *Trichobacter*.**

a) Fädige Wuchsgestalten kommen vor, jedoch zumeist ohne Gabelung.

A') Peritrich begeißelte Stäbchen. Kolonien mit strahligen oder gedrehten Fortsätzen. Fäulniserreger.

21. *Proteus*- oder *Vulgare*-Gruppe: Gramnegative Stäbchen; zumeist Gelatineverflüssigung [E: *Eisenbergia* Enderlein²⁵, 1917; C: *Proteus* Hauser, 1885].

Typus: *Bact. vulgare* (Hauser) Lehm. et Neum. [C: *Proteus vulgaris* Hauser].

22. *Zopfii*-Gruppe: Grampositive Stäbchen; Stichkulturen mit Ästchen. Keine Gelatineverflüssigung [C: *Kurthia* Trevisan, 1885].

Typus: *Bact. Zopfii* (Kurth) Lehm. et Neum. [C: *Kurthia zopfii* (K.) Trev.].

B') Atriche, grampositive Stäbchen, zumeist mikroaerophil.

23. *Acidophilum*-Gruppe²⁵ (Milchsäure-Langstäbchen): Starke (Milch-) Säurebildung aus Kohlenhydraten. Relativ hohes Temperaturoptimum. Kolonien zumeist granuliert [Syn.: *Thermobacterium* Orla-Jensen, *Plocamobacterium* Löwi; C: *Lactobacillus* Beijerinck, 1901].
Typus: *Bact. acidophilum* (Moro) Lehm. et Neum. [C: *Lactobacillus caucasicus* (Kern) Beijerinck]²⁶.

24. *Erysipelothrix*-Gruppe: Zarte Stäbchen; Stichkulturen mit Härchenbildung. Keine Säurebildung. Zumeist Parasiten [C: *Erysipelothrix* Rosenbach, 1909].
Typus: *Bact. murisepticum* (Flügge) Migula [C: *Erysipelothrix rhusiopathiae* (Migula) Holland].

β) Fädige und zumeist auch verzweigte Wuchsformen kommen relativ häufig vor:

25. *Aceti*- oder *Acetobacter*-Gruppe (Essigsäurebakterien): Oxydationsbakterien, die vor allem Äthylalkohol in Essigsäure überführen [E: *Löhnisium* Enderlein²⁷, 1925; C: *Acetobacter* Beijerinck, 1901].
Typus: *Bact. aceti* Hansen [C: *Acetobacter pasteurianum* (Hansen) Beijerinck].

26. *Rhizobium*-Gruppe²⁷: Kleine Stäbchen, im jugendlichen Zustand beweglich. Reichliche Bildung verzweigter Formen. Bei Gegenwart von Kohlenhydraten und bei Abwesenheit von organischen Substanzen wird Luftstickstoff gebunden. Knöllchenbildung an den Wurzeln der Leguminosen (Knöllchenbakterien) [C: *Rhizobium* Frank, 1889].
Typus: *Bact. radicicola* Beijerinck, 1888 [C: *Rhizobium leguminosarum* Frank].

²⁵ In die von ihm aufgestellte Gattung *Eisenbergia* bezieht ENDERLEIN außer der *Proteus*-Gruppe auch noch die *Acidophilum*-Gruppe ein; da die Angehörigen der letzteren jedoch grampositiv sind und ferner mitunter Verzweigungen aufweisen, muß diese Zusammenziehung wohl zu Bedenken Anlaß geben.

²⁶ Hier könnte ev. eine *Aerophilum*-Gruppe (grampositive Stäbchen, Harnstoffvergärer) mit dem *Bact. aerophilum* (Rubentschik) als Typus angeschlossen werden.

²⁷ *Löhnisium* Enderlein umfaßt nicht nur die *Acetobacter*-Gruppe, sondern auch die *Rhizobium*-Gruppe. In diese Verwandtschaft gehört vielleicht auch die *Pneumoniae*-Gruppe; möglicherweise sind auch die Leuchtbakterien hierher zu rechnen.

27. ***Mallei*-Gruppe²³**: Atriche, gramnegative Stäbchen mit charakteristischem, honigtropfenähnlichem Wachstum auf Kartoffel. Kohlenhydrate werden nicht vergoren [E: *Cladascus* Enderlein, 1917; C: *Pfeifferella* Buchanan, 1918].
Typus: *Bact. mallei* (Flügge) Lehm. et Neum. (Rotbazillus) [C: *Pfeifferella mallei* (Löffler) Buchanan].

2. **Gattung: *Fusiformis*** Hoelling, 1910: Stäbchen, ein- oder beidseitig zugespitzt, gramnegativ, zumeist anaerob und atrich [Syn: *Fusobacterium* Lehm. et Knorr; E und C: *Fusiformis* Hoelling].
Typus: *Fusiformis termitidis* Hoelling.

4. Familie *Corynobacteriaceae*: Fädige Wuchsformen, häufig mit Neigung zur Bildung keuliger oder kolbiger Formen (Cystite). Oft Verzweigungen. Grampositiv. Gonidien- und zum Teil auch Oidienbildung.

1. **Gattung: *Mycobacterium*** Lehm. et Neum., 1896 [E: *Sclerothrix* Metschnikoff, 1888²⁹]: Schwer färbbare, säurefeste Stäbchen. Kolbige Anschwellungen selten. Gabelungen unter Umständen häufig.
Typus: *Mycobacterium tuberculosis* (Koch) Lehm. et Neum. [E: *Scleroth. tub.* (Koch)].

2. **Gattung: *Corynobacterium*** Lehm. et Neum. (1896), emend. Enderlein (1916): Streifig sich färbende, nicht säurefeste Stäbchen. Kolbige Formen häufig. Gabelungen selten.

Typus: *Corynobacterium diphtheriae* (Klebs-Löffler) Lehm. et Neum.

3. **Gattung: *Actinomyces*** Harz, 1877: Echt verzweigte Fäden mit Oidienbildung. Kolbige Anschwellungen häufig.

Typus: *Actinomyces bovis* Harz.

5. Familie *Spirillaceae* (Schraubenbakterien)³⁰: Schraubig, d. h. im Raume gekrümmte Zellen, die starr sind, also keine Flexibilität aufweisen; Gramnegativ. Wenn begeißelt, dann polar.

²⁸ Die zur Hauptgruppe *Trichobacter* vereinigten Gruppen 21 bis 27 wären wohl eher zu den *Corynobacteriaceae* als zu den *Bacteriaceae* zu stellen; wenn sie vorläufig bei den letzteren belassen werden, so geschieht dies nur, um Umbenennungen zu vermeiden.

²⁹ *Sclerothrix* Metschnikoff genießt wohl die zeitliche Priorität, jedoch ist *Mycobacterium* Lehm. et Neum. schon so stark eingebürgert, daß man besser letztere Gattungsbezeichnung beibehalten wird.

³⁰ ENDERLEIN hat auch *Gallionella* Ehrenberg zu seiner Familie *Spirillidae* gestellt, und zwar auf Grund des Vorkommens gewundener Synascite. Nun enthalten aber zufolge CHOLODNY (Ber. Dtsch. Bot. Ges., 42 [1924], 35—44) die Fäden überhaupt kein Plasma, sondern stellen rein anorganische Bildungen vor, so daß demnach auch keine syntakt gelagerten

1. Gattung: *Microspira* Schröter [ev. *Vibrio* Müller, emend. Löffler]³¹:

Als typische Form dünne, kommaartig gekrümmte kurze Zellen. Oft spiralig gedrehte Fäden bildend. [C: *Vibrio* Müller, 1786].

Typus: *Microspira comma* (Koch).

1. *Comma*-Gruppe: Zellen beweglich, zumeist monotrich [E: *Microspira* Schröter]³².

Typus: *M. comma* (Koch) [C: *Vibrio comma* (Koch)].

2. *Spirosoma*-Gruppe: Zellen atrich, daher ohne Bewegungsvermögen [E: *Spirosoma* Migula, 1894].

Typus: *Microspira nasalis* (Schröter).

2. Gattung: *Spirillum* Ehrenberg (1833), emend. Löffler: Als typische Form spiralig gekrümmte Zellen mit lophotricher Begeißelung. Zellen oft relativ dick.

Typus: *Spirillum undula* (Müller) Ehrenberg.

1. *Undula*-Gruppe: Zellen ohne Gabelung [E: *Spirillum* Ehrbg.].

Typus: *Spirillum undula* (Müller) Ehrenberg.

2. *Volutans*-Gruppe: Mit Verzweigungen [E: *Dicrospirillum* Enderlein, 1917].

Typus: *Spirillum volutans* Ehrenberg.

6. Familie *Spirochaetaceae*: Zellen in flexiblen Spiralen, lebhaft eigenbeweglich; keine Geißeln. Vielfach zugespitzte Enden. Gabelungen häufig.

Als Gattungen kommen in Betracht: ***Spirochaeta*** Ehrenberg, 1833 [Typus: *Sp. plicatilis* Ehrbg.], ***Borrelia*** Swellengrebel, 1907, Syn.: ***Spironema*** Vuillemin [Typus: *B. gallinarum* Swell.], ***Treponema*** Schaudinn, 1907 [Typus: *Tr. pallidum* (Schaudinn)], ***Cristispira*** Groß, 1910 [Typus: *Cr. Balbianii* Certes, 1882]; eventuell außerdem ***Saprospira*** Groß, 1910 [Typus: *S. grandis* Groß] und ***Leptospira*** Noguchi, 1916 [Typus: *L. icterohaemorrhagiae* (Inado et Ido) Noguchi].

Das Genus ***Spironema*** Vuillemin hat ENDERLEIN in die Gattungen ***Cacospira*** Enderl., 1917 [Typus: *C. recurrentis* Lebert] und ***Entomospira*** Enderl., 1917 [Typus: *E. culicis* (Jaffe)] aufgelöst; ferner wurde durch den gleichen Forscher ***Leptospira*** Noguchi zu ***Treponema*** Schaudinn gezogen.

Dimychoseen nachweisbar sein können. Dieser Widerspruch bedarf der Aufklärung.

³¹ Vgl. S. 106.

³² ENDERLEIN hat von ***Microspira*** Schröter jene Arten, die Gabelungen aufweisen, abgesondert und zu der Gattung ***Dicrospira*** Enderlein, 1917, vereinigt. Da jedoch auch beim Choleravibrio mitunter Verzweigungen auftreten, erscheint diese Abtrennung nicht berechtigt.

7. Familie *Desmobacteriaceae*: Fadenförmige, algenähnliche Bakterien, mitunter mit Scheinverzweigung. Zumeist mit Gonidienbildung, jedoch ohne Endosporen. Manche Gattungen mit Scheiden.

A) Verzweigungen kommen nicht vor [***Syncrotidae*** Enderlein].

a) Ohne Gegensatz von Basis und Spitze. Schwefeleinlagerung.

1. Gattung: *Beggiatoa* Trevisan, 1841: Scheidenlose Fäden, aus flachscheibenförmigen Zellen bestehend, Kriechbewegung sowie langsame Rotation um die Achse.

Typus: *Beggiatoa alba* (Vaucher) Trevisan.

2. Gattung: *Thioploca* Lauterborn, 1907: Fäden in farblose Gallertschlüche eingeschlossen. Keine Kriechbewegung.

Typus: *Thioploca Schmidlei* Lauterborn.

b) Mit Gegensatz von Basis und Spitze.

3. Gattung: *Thiothrix* Winogradsky, 1888: Die in zarte Scheiden eingeschlossenen Fäden sitzen mittels Haftkissen fest und weisen kein Bewegungsvermögen auf.

Typus: *Th. nivea* (Rabenhorst) Winogradsky.

4. Gattung: *Leptotrichia* Trevisan, 1879 [***E: Syncrotus*** Enderlein, 1917]: Lange, dicke, gerade oder gebogene Fäden, oft am einen Ende keulenförmig und am anderen zugespitzt. Zerfall der Fäden in kurze, dicke Stäbchen.

Typus: *L. buccalis* (Robin) Trevisan.

5. Gattung: *Crenothrix* Cohn, 1870: Teilung der Zellen innerhalb einer Scheide, die stark Eisen speichert, nach drei Richtungen des Raumes. Die Teilprodukte der Fäden gehen unter Abrundung in unbewegliche Gonidien über, die austreten.

Typus: *C. polyspora* Cohn.

B) Vorkommen einer falschen Verzweigung (Pseudodichotomie) [***Sphaerotilidae*** Enderlein].

a) Fäden nach der Spitze zu zugespitzt. Pseudodichotomie häufig

6. Gattung: *Sphaerotilus* Kützing³³, 1833: Oidien mit polarer Begeißelung.

Typus: *S. natans* Kützing.

³³ Zufolge ZIKES (Ztbl. f. Bakt., II. Abt., **43** [1915], 529 --552) unterscheidet sich *Sph. natans* Ktz. von *Cladotrichix dichotoma* unter anderem dadurch, daß die Oidien der letzteren lophotrich, die des ersten hingegen monotrich begeißelt sind; sollte sich dies bewahrheiten, dann wäre wohl die Aufstellung zweier Subgenera zweckmäßig.

7. **Gattung: *Clonothrix*** Schorler, 1904: Keine Abtrennung von Oidien.
 Typus: *C. fusca* Schorler.
 b) Fäden nicht zugespitzt. Verzweigung selten oder zumindest erst später auftretend.

8. **Gattung: *Leptothrix*** Kützing, 1843 (Syn.: *Chlamydothrix* Migula): Mit zylindrischen, begeißelten Oidien.
 Typus: *L. ochracea* Kützing.

9. **Gattung: *Phragmidiothrix*** Engler, 1882: Keine Scheide. Teilung der Fäden nach drei Richtungen des Raumes, ohne Zerfall.
 Typus: *Ph. multiseptata* Engler.

8. **Familie *Myxobacteriaceae*:** Verklebung der Individuen durch Schleim zu Cönobien, die pilz- oder flechtenähnliche Gestalt annehmen und sich in Schwarm und Fruchtkörper sondern.

Als Gattungen kommen vor allem in Betracht: *Myxococcus* Thaxter, 1892 [Typus: *M. fulvus* (Cohn-Schröter)], *Polyangium* Link, 1795 [Typus: *P. vitellinum* Link], und *Chondromyces* Berkeley et Curtis, 1857 [Typus: *Ch. crocatus* B. et C.].

Hieran schließen sich eventuell noch außer *Newskia* Famintzin (1891) die durch ENDERLEIN (1924) aufgestellten Gattungen *Dactylocoena*, *Cystoecemia*, *Apelmocoena*, *Ophiocystia*, *Monocystia* und *Cystodesmia*.

III. Schlüssel zur Bakterienbestimmung

Zur Identifizierung von Organismen verwendet man einen Bestimmungsschlüssel (clavis), der zumeist dichotom angelegt ist, d. h. eine Zweiteilung aufweist, die entweder auf die qualitative oder die quantitative Seite einer Eigenschaft Bezug nimmt; im ersten Falle handelt es sich darum, ob die betreffende Eigenschaft überhaupt vorhanden ist oder fehlt (alternative Dichotomie), im anderen Fall, in welchem Grad eine Eigenschaft vorliegt (graduelle Dichotomie). Dadurch nun, daß man aus der Fülle der Kriterien einer Kategorie eine einzige Eigenschaft heraushebt und auf dieser die Bestimmung aufbaut, haftet den Bestimmungsschlüsseln eine gewisse Unsicherheit an. Diese läßt sich jedoch um so weitgehender ausschalten, je vollkommener die betreffende Eigenschaft im Sinne einer natürlichen Systematik ist, d. h. je eindeutiger sich aus ihr auf die Organisationshöhe der betreffenden Organismen schließen läßt. Bei den höheren Mikroben, wie Pilzen, Algen und Protozoen, liegen die Verhältnisse in dieser Hinsicht ziemlich befriedigend, da zur schlüsselmäßigen Gegenüberstellung meist Eigenschaften Ver-

wendung finden, die auf vergleichend-morphologischem Wege gefunden wurden. Bei den Bakterien hingegen ist die Sachlage wesentlich ungünstiger. Selbst wenn wir die Entwicklungscyhlen derselben schon klar überblicken könnten, würde die Aufstellung eines „natürlichen“ Schlüssels auf die allergrößten Schwierigkeiten stoßen. Denn für die Einreihung in eine systematische Einheit müßte die Kulminante entscheidend sein, deren Bestimmung aber in den meisten Fällen — wenn überhaupt möglich — derart zeitraubend wäre, daß sie für praktische Zwecke nicht in Betracht kommen kann. Ein gleiches dürfte auch von karyologischen Feststellungen gelten.

Aus diesen Gründen wird man bei der Aufstellung eines Bakterien-schlüssels nicht umhin können, neben der Zellform und der Organisation der Zellgemeinschaften auch physiologische Merkmale in weitgehendem Maße heranzuziehen, wobei man freilich wird trachten müssen, solche chemische Leistungen zu wählen, die erfahrungsgemäß mit gewissen Cyclostadien eindeutig verknüpft sind. Für diese Zwecke wird die umfassende, von den amerikanischen Bakteriologen geleistete Vorarbeit zweifelsohne eine wertvolle Grundlage bilden. Bei einem derartigen Bestimmungsschlüssel wird es sich nicht vermeiden lassen, daß die verschiedenen Cyclostadien einer Art an verschiedenen Stellen vorkommen, doch waren die Verhältnisse bei den Pilzen (mit Haupt- und Nebenfruchtformen) ähnlich und sind es zum Teil heute noch. Für viele praktische Zwecke dürfte ein derartiger Schlüssel vollauf genügen; für eine streng wissenschaftliche Bestimmung freilich wird man häufig cytologische Untersuchungen, bzw. die Feststellung der Kulminante folgen lassen müssen.

IV. Entwurf eines Schemas der Mikrobenleistungen

Für praktische Zwecke, vor allem für solche der landwirtschaftlichen und technischen Mikrobiologie (Stoffkreislauf) sowie der Biochemie ist eine Übersicht über die chemischen Mikrobenleistungen unentbehrlich. Es wird sich jedoch empfehlen, dieses Schema nicht auf die Bakterien zu beschränken, sondern auf alle Mikroorganismen auszudehnen. Zunächst schiene es wohl verlockend, eine Gruppierung nach den enzymatischen Wirkungen, also unter Zugrundelegung der gleichen Einteilung wie beim System der Enzyme, vorzunehmen. Ein solcher Vorgang empfiehlt sich jedoch nicht, da einerseits für die Tätigkeit der Mikroben die in deren Zellen gebildeten Enzyme nur dann in Betracht kommen, wenn sie entweder nach außen abgegeben werden (Ektoenzyme) oder — soferne dies nicht der Fall ist (Endoenzyme) — das Substrat in die Zelle einzudringen vermag, anderseits viele Mikrobenleistungen bis jetzt noch nicht auf Enzymwirkungen zurückgeführt werden konnten und dies wahrscheinlich in vielen Fällen auch niemals gelingen wird.

Die biochemischen Teilleistungen, wie Hydrolyse, Oxydation, Reduktion und Oxydoreduktion der Übersicht des Stoffkreislaufes zu grunde zu legen, erscheint auch nicht empfehlenswert, da für die einzelnen mikrobiologischen Umsetzungen die biochemische Gesamtleistung, bzw. deren Endresultat maßgebend ist; so wird für die einzelnen Typen der Eiweißspaltung die Tiefe der letzteren als kennzeichnend angesehen und weniger der Umstand, durch welche chemischen Reaktionen, also auf welchen Wegen, der Abbau bewerkstelligt wurde.

Am zweckdienlichsten dürfte es wohl sein, die mikrobiellen Umsetzungen nach den chemischen Elementen gesondert zu behandeln.

Die eine bestimmte biochemische Leistung vollbringenden Mikroben werden zu einer physiologischen Hauptgruppe zusammengefaßt, die man entweder nach der Ausgangssubstanz oder aber nach dem wichtigsten Reaktionsprodukt bezeichnet, je nachdem, auf welche Weise die Spezifität der Wirkung und ihre praktische Bedeutung klarer zum Ausdruck kommt. So wird man z. B. die den Abbau der Cellulose bewirkenden Mikroben, wo es eben auf die Zertrümmerung des Cellulosemoleküls, unbekümmert um die Art der zurückbleibenden Bruchstücke ankommt, als Cellulo-Destruenten³⁴ oder kurz als Cellulo-Mikroben, ansprechen, während man alle jene Mikroorganismen, die — aus was immer für einer Ausgangssubstanz — Milchsäure bilden, als Lactacidifikanten oder Lactacidimikroben bezeichnen kann.

Zur Kennzeichnung der einzelnen Kategorien, der eine bestimmte physiologische Leistung vollbringenden Mikroben, wählt man am besten die Gattungs- bzw. Gruppennamen, wie sie sich oben im Entwurf zum natürlichen System vorfinden, unter Vorstellung des die spezifische physiologische Leistung zum Ausdruck bringenden Kennwertes, z. B. *Uro-Sarcina* für alle harnstoffspaltenden Vertreter der Gattung *Sarcina*, oder *Azoto-Pneumoniae* für alle Stickstoff bindenden Bakterien der *Pneumoniae*-Gruppe. Diese Bezeichnungsweise braucht nicht auf die Bakterien beschränkt zu bleiben, sondern kann auch auf die übrigen Mikroben ausgedehnt werden; so lassen sich z. B. alle Cellulose abbauenden *Aspergillus*-Arten unter der Bezeichnung *Cellulo-Aspergillus* zusammenfassen. Kommt in der provisorischen Gruppenbezeichnung selbst schon die physiologische Leistung zum Ausdruck, wie z. B. bei den Gruppen *Nitrobacter* und *Acetobacter*, so erübrigts sich natürlich die Vorstellung des Kennwertes.

Es muß aber auch an dieser Stelle nachdrücklichst darauf hinge-

³⁴ Die Benützung des Stammes -phag, also z. B. cellulophag, empfiehlt sich nicht, da sonst die irrige Vorstellung einer Aufzehrung unter Bildung von Leibessubstanz der Mikroben, also einer Assimilation, hervorgerufen werden kann, während es sich doch im Gegenteil um dissimilatorische Prozesse handelt.

wiesen werden, daß diese physiologischen Bezeichnungen ebensowenig wie die Gruppennamen im obigen System zur Speziesbenennung Verwendung finden dürfen, da sonst die Meinung aufkommen könnte, daß es sich um Gattungsnamen im natürlichen System, also um Angaben über die Organisationshöhe, handle; Bezeichnungen wie *Urobacillus Pasteurii* oder *Cellulomonas biazotaea* sind demnach unstatthaft.

Da es im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich ist, ein Schema für alle Mikrobenleistungen aufzustellen, soll hier nur ein Abriß des Stickstoff-Kreislaufes gegeben werden³⁵.

Die chemischen Prozesse, aus denen sich der Stickstoffkreislauf zusammensetzt, sind einerseits solche der Dissimilation, und zwar:

1. des **Abbaus**, der **Destruktion**, wie die Ammoniakbildung aus Proteinen und deren Spaltprodukten (Ammonifikation) und die Stickstoff-Entbindung (Azotodeligation);
2. des **Umbaues**, der **Kommutation**, wie die Nitrifikation und die Nitrireduktion;
3. des **Aufbaus**, der **Synthese**, wie die Stickstoffbindung (Azotoligation) und die Assimilation von Stickstoffverbindungen (Proteofikation).

andererseits solche der Assimilation, also

3. des **Aufbaus**, der **Synthese**, wie die Stickstoffbindung (Azotoligation) und die Assimilation von Stickstoffverbindungen (Proteofikation).

I. Ammonifikation (genauer **Destruammonifikation**): Ammoniakbildung auf destruktivem Wege, also durch Abbau.

A) Proteolyse (Eiweiß-Abbau) durch Proteino-Destruenten (**Proteo-Mikroben**).

Biochemisches Kennwort: Proteino-, oder abgekürzt Proteo-. Charakteristikum: Tiefe des Abbaues der Aminosäuren, vor allem des Tryptophans.

Übersicht

Proteo-Bacteria aus den Gattungen, bzw. Gruppen

Micrococcus, *Streptococcus*, *Sarcina*.

Bacillus³⁶

Anaerobier aus der

Verrucosus- (*Putrificus*-) Gruppe³⁶,
Botulinus-*Tetani*-Gruppe,
Chauvoii-*Novyi*-Gruppe,
Welchii-Gruppe.

} Tryptophanabbau geht nicht
bis zum Indol.

³⁵ Eine eingehendere Darstellung wird der II. Teil der Mikrobiologie des Verf. bringen.

³⁶ Die Namen jener Gattungen, bzw. Gruppen, die Arten umfassen, bei denen die betreffende biochemische Leistung in besonderem Maße in Erscheinung tritt, sind durch **Fettdruck** hervorgehoben.

Aerobier aus der

Mycoides-, *Subtilis*-, *Mesentericus*-,
Megatherium-, *Asterosporus*-, *Sphaericus*-, *Anthracis*- und *Thermophilus*-Gruppe.

Bacterium

polar begeißelt (*Proteomonas*): *Punctatum*, *Aeruginosum*- und *Fluorescens*-Gruppe;

peritrich:

Proteo-Chromobacter: *Prodigiosum*-,
Violaceum- und *Flavum*-Gruppe;

Proteo-Lactobacter: *Acidophilum*-Gruppe;

Proteo-Indolobacter:

*Coli*³⁷ und *Cloacae*-Gruppe,

Vulgare-Gruppe

Microspira

Proteovibrio: *Comma*-Gruppe

Spirillum: *Volutans*-Gruppe.

Actinomycetes.

Sphaerotilus.

Proteo-Fungi

Sproßpilze der Gattungen

Schizosaccharomyces, *Saccharomyces*, *Torulopsis*, *Mycoderma*, *Pseudomonilia*.

Hyphenpilze der Gattungen

Mortierella, *Rhizopus*, *Absidia*, *Cunninghamella*, *Mucor*, *Zygorhynchus*;
Aspergillus, *Citromyces*, *Penicillium*;
Oospora, *Trichoderma*, *Acremonium*, *Acrostalagmus*, *Cladosporium*,
Fusarium.

Viele höhere Pilze.

Proteo-Algae: *Cyanophyceae*, *Diatomeae*, *Chlorophyceae*.

Proteo-Protozoa: *Rhizopoda*.

B) Peptolyse (Pepton- bzw. Peptid-Abbau) durch Pepton- bzw. Peptid-Destruenten (**Pepton- bzw. Peptid-Mikroben**).

Außer den bei der Proteolyse angeführten Mikroben gehören noch die meisten der übrigen Mikroorganismen hieher mit alleiniger Ausnahme gewisser autotropher Bakterien, auf die Eiweiß und dessen Abbauprodukte giftig wirken.

C) Aminosäure-Abbau durch Aminacidi-Destruenten (**Aminacidi-Mikroben**).

Biochemisches Kennwort: *Aminacidi*.

³⁷ Die proteolytisch wirkenden Angehörigen der *Coli*-Gruppe können auch als *Proteo-Coli* zusammengefaßt werden.

Oxydative Sprengung
des Pyrrolringes im
Tryptophan.

Im großen und ganzen dieselben Mikroben wie unter B.
Die Wege des Abbaus können verschieden sein, nämlich Entkarboxylierung, Hydrolyse, Oxydoreduktion, Oxydation.

D) Amin-Abbau durch Amino-Destruenten.

1. Abbau der niederen Amine (Primoramine) durch **Primoraminomikroben**.

Biochemisches Kennwort: *Primoramin-*.

Aus den Gattungen *Bacillus*, *Bacterium* (Gr. *Pseudomonas* und *Eubacter*) und *Mycobacterium*.

2. Abbau höherer Amine durch **Amino-Mikroben**.

Biochemisches Kennwort: *Amino-*.

Sachverhalt noch recht unklar; am leichtesten abgebaut wird Glucosamin.

Mikroben aus den Gattungen *Bacillus* und *Bacterium* (vor allem aus der Gruppe *Pseudomonas*), ferner auch Schimmelpilze.

E) Amid-Abbau durch Amido-Destruenten (**Amido-Mikroben**).

1. Abbau von Amiden der Carbonsäuren (durch **Acidamidomikroben**).

Biochemisches Kennwort: *Acidamido-*.

Sachlage ebenfalls noch recht unklar. Vor allem kommen Asparagin und Glutamin als Substrat in Betracht. Anscheinend Enzymwirkung.

Mikroben: Bakterien (vor allem *Vulgare*-Gruppe), Sproß- und Schimmelpilze.

2. Abbau des Harnstoffes durch **Carbamido-** oder **Uro-Mikroben**.

Biochemisches Kennwort: *Uro-*.

Wirkung durch das Enzym Urease.

Übersicht

Uro-Bacteria (Harnstoffbakterien) aus den Gattungen, bzw. Gruppen *Micrococcus*, *Streptococcus*, *Sarcina* (*Ureae*-Gruppe: mit Sporenbildung; *Pyogenes*-Gruppe: ohne Sporenbildung).

Bacillus Aerobier aus der

Pasteurit-, *Mesentericus*-, *Megatherium*- und *Mycooides*-Gruppe.

Bacterium:

polar begeißelt (*Uromonas*): *Fluorescens*-Gruppe;

peritrich: *Prodigiosum*-, *Flavum*-, *Coli*-, *Vulgare*-, *Zopfii*- sowie *Aerophilum*-Gruppe (grampositiv).

Uro-Fungi

Schimmelpilze der Gattungen *Mucor*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Phytophthora*, *Botrytis*, *Fusarium*, *Isaria*.

Hutpilze der verschiedensten Gattungen (Urease im Hymenium).

3. Hydrolyse des Arginins durch **Argino-Mikroben**.Biochemisches Kennwort: *Argino-*.

Wirkung durch das Enzym Arginase.

Argino-Bacteria: *Bacterium* (*Aeruginosum-* und *Fluorescens*-Gruppe).*Argino-Fungi*: *Aspergillus*, *Claviceps*.4. Harnsäure-Abbau durch **Uracidi-Mikroben**.Biochemisches Kennwort: *Uracidi-*.**Uracidi-Bacteria** aus den Gattungen, bzw. Gruppen*Micrococcus*,*Bacillus*,*Bacterium*,polar begeißelt: *Fluorescens*-Gruppe;atrich: *Aerogenes*-Gruppe.**Uracidi-Fungi** aus den Gattungen*Mucor*, *Phytophthora*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Botrytis*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Isaria*.

Hier wäre eventuell anzuschließen der Abbau der Hippursäure.

II. Nitrifikation: Oxydation der Ammoniumsalze zu Nitriten und Nitraten durch Nitrifikationsmikroben.**A) Nitritation**: Oxydation der Ammoniumsalze zu Nitriten durch Nitritbakterien.Biochemisches Kennwort: *Nitroso-*.Genus *Bacterium*, Gruppe *Nitrosomonas*.,, *Actinomyces*.**B) Nitratation**: Oxydation der Nitrite zu Nitraten durch Nitratbakterien.Biochemisches Kennwort: *Nitro-*.Genus *Bacterium*, Gruppe *Nitrobacter*.**III. Nitrireduktion**: Reduktion von Nitraten und Nitriten.**A) Nitratreduktion**: Reduktion von Nitraten zu Nitriten.Biochemisches Kennwort: *Nitreducto-*.

Bakterien aus den Gattungen bzw. Gruppen:

Micrococcus, *Sarcina*.*Bacterium*:polar begeißelt: *Nitrosomonas*-, *Punctatum*-, *Aeruginosum*-, *Fluorescens*-Gruppe;peritrich: *Haemophilus*-, *Aerogenes*-, *Pneumoniae*-, *Typhi*-, *Dysenteriae* *Enteritidis*-, *Coli*-, *Cloacae*-, *Prodigiosum*-, *Flavum*-, *Vulgare*-, *Acidophilum*-, *Acetobacter*-Gruppe.

Microspira: *Comma*-Gruppe.

Actinomycetes.

Corynobacterium.

Pilze.

B) Nitrammonifikation: Reduktion von Nitraten bis zu Ammoniak.
Biochemisches Kennwort: *Nitrammono*-.

Bakterien aus den Gattungen bzw. Gruppen:

Micrococcus.

Bacillus.

Anaerobier: *Amylobacter*-Gruppe.

Aerobier: *Thermophilus*-Gruppe.

Bacterium:

polar begeißelt: *Fluorescens*-Gruppe.

peritrich: *Enteritidis*-, *Prodigiosum*-, *Flavum*-Gruppe.

IV. Azotodeligation (Stickstoff-Entbindung).

A) Denitrifikation: durch Denitrifikanten.

Nitrat- bzw. Nitritreduktion bis zu elementarem Stickstoff.

a) Direkte Denitrifikation: Unmittelbare Wirkung der Mikroben.
Biochemisches Kennwort: *Denitro*-.

Bacterium:

polar begeißelt: aus der *Punctatum*-, *Aeruginosum*- und *Fluorescens*-Gruppe;

peritrich: aus der *Pneumoniae*-, *Prodigiosum*-, *Flavum*- und *Acidophilum*-Gruppe.

b) Indirekte Denitrifikation: Wechselwirkung zwischen Stoffwechselprodukten und Substraten.

Durch Bakterien der verschiedenen Gattungen bzw. Gruppen, ferner durch Sproß- und Schimmelpilze.

B) Amoxydation: Oxydation (Dehydrierung) von Proteinen und deren Abbauprodukten, einschließlich des Ammoniaks.

Biochemisches Kennwort: *Amoxy*-.

Durch anaerobe und aerobe Bakterien; Artenfrage noch recht ungeklärt.

V. Azotoligation (Stickstoffbindung) durch **Azotoliganten** (Stickstoffbinder).

Biochemisches Kennwort: *Azoto*-.

Azoto-Bacteria:

Symbionten: Genus *Bacterium*, Gruppe *Rhizobium*.

Frei lebende aus den Gattungen bzw. Gruppen:

Bacillus:

Anaerobier aus der *Amylobacter*-Gruppe;

Aerobier aus der *Subtilis*-, *Megatherium*-, *Asterosporus*- und *Mesentericus*-Gruppe.

*Azotobacter.**Bacterium:*

polar begeißelt: *Aeruginosum*-Gruppe;
peritrich: *Pneumoniae*-Gruppe.

*Micrococcus.**Azoto-Fungi* aus den Gattungen:

Aspergillus, *Torulopsis*, *Dematium* (der Gärungsphysiologen).

Azoto-Algae aus den Gattungen *Nostoc* und *Anabaena*.

VI. Proteofikation: Bildung von Mikrobeneiweiß durch Assimilation einfacherer Stickstoffverbindungen.

Als Assimilationssubstrate für die Proteofikanten kommen in erster Linie Aminosäuren, Amide, Ammoniumsalze und Nitrate in Betracht; je nachdem, welcher dieser Verbindungen von den einzelnen Mikroben der Vorzug gegeben wird, können die letzteren als Aminacid-, Amid-, Ammon- oder Nitrat-Proteofikanten oder -Assimilanten bezeichnet werden. Komplizierter gebaute Verbindungen, wie Albumosen, Peptone, Peptide und Proteine werden vor der Assimilation offenbar extra- oder intrazellulär abgebaut.

Die Blütentrichome der Campanulaceen und ihre Verwertbarkeit als phylogenetisch-systematisches Merkmal

Von

Walther Eckhart (Wien)

(Mit 2 Textabbildungen)

Die Stellung der Cucurbitaceen im System, *Cucurbitaceae — Campanulaceae*

Unter den sympetalen Angiospermen gehört die Familie der Cucurbitaceen zu denjenigen, deren Stellung im System schon seit sehr langer Zeit Schwierigkeiten bereitete. Es ist dies dadurch begründet, daß die Cucurbitaceen nach verschiedenen Richtungen morphologische Ähnlichkeiten aufweisen und es wurden ihnen daher auch immer schon die verschiedensten Plätze im natürlichen Pflanzensystem angewiesen. Schon AUG. SAINT-HILAIRE machte (1822) in einer Abhandlung über die Cucurbitaceen und Passifloraceen auf die Schwierigkeiten, die Cucurbitaceen im System unterzubringen, aufmerksam; LINNÉ und einige andere hatten die Cucurbitaceen mit den Passifloraceen vereinigt. ADANSON hatte sie zu den Campanulaceen gestellt, andere hatten wieder auf die Vitaceen, Euphorbiaceen und Urticaceen hingewiesen. SAINT-HILAIRE selbst brachte sie in Beziehung zu den Passifloraceen einerseits und den Loasaceen anderseits. NAUDIN, BENTHAM und HOOKER sehen sie als nahe Verwandte der Passifloraceen an, BAILLON dagegen stellt sie an die Seite der Loasaceen und Begoniaceen. Von den neueren Forschern werden sie im Anschluß an BRAUN vielfach in die Nähe der Campanulaceen gestellt, aber abgeleitet gedacht von den Passifloraceen. WARMING schließt die Cucurbitaceen an die Passifloraceen und Achariaceen direkt an und hält die Campanulaceen nur für konvergente Typen in bezug auf die Blütenstruktur. VAN TIEGHEM, der sie früher bei den Campanulaceen untergebracht hatte, sonderte sie später davon ab, um daraus eine eigene Unterordnung aufzustellen. ENGLER stellt sie im Jahre 1912 als *Cucurbitales* als eigene Ordnung auf, die er unter die Sympetalen unmittelbar vor die Campanulinen einreihrt. HALLIER hatte sie im Jahre 1908 als Peponiferen mit den Passifloraceen und deren Verwandten verbunden, später, 1912, reihte er sie an die Begoniaceen und Daticaceen an. Auch

K. FRITSCH bringt die Cucurbitaceen in seiner Bearbeitung von WIESNERS „Elementen der wissenschaftlichen Botanik“, I. Band, 3. Aufl., in der Reihe der *Parietales* unter. WETTSTEIN hatte die Cucurbitaceen (Handbuch, 2. Aufl., 1911) noch mit den Campanulaceen, Lobeliaceen, Goedeniaceen, Stylidiaceen und Compositen als *Synandrae* in eine Reihe zusammengefaßt; in der 3. Auflage seines Handbuchs (1924) faßt er sie als selbständige Reihe auf.

Zur Aufdeckung verwandtschaftlicher Verhältnisse im Pflanzenreich sind in neuerer Zeit die Methoden der Serodiagnostik verwendet worden. ALEXNAT hat nun die Eiweißverwandtschaften innerhalb der Gruppe der Sympetalen untersucht, und es ergaben sich die Cucurbitaceen als Knotenpunkt, nach dem alle Linien im Stammbaume der Sympetalen convergieren. ALEXNAT hält im Gegensatze zu andern Serodiagnostikern nicht so sehr die Reaktionsintensität als vielmehr die Zeitspanne, innerhalb welcher die Fällungen auftreten, für wichtig. Mit den Cucurbitaceen (*Cucurbita-maxima*-Immunserum), die er als phylogenetische Basis dieses Formenkreises bezeichnet, hat er stark positive Reaktionen erzielt bei Campanulaceen, Compositen, Gentianaceen und Violaceen, übereinstimmend mit vorangegangenen Untersuchungen GOHLKES, der mit einem Immunserum von *Cucurbita Pepo* mit allen anderen Cucurbitaceen, Lobeliaceen, Campanulaceen und Compositen positive Reaktionen erzielte. Negative Resultate hatte ALEXNAT mit *Caricaceae* ebenso wie GOHLKE, obwohl die morphologischen Beziehungen beider Familien ja sonst ziemlich klare sind. Mit dem Immunserum von *Cucurbita maxima* hatte ALEXNAT außerdem starke positive Reaktionen mit vielen anderen Familien, wie: *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Bignoniaceae*, *Boraginaceae*, *Caprifoliaceae*, *Convolvulaceae*, *Dipsacaceae*, *Ebenaceae*, *Gentianaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Labiatae*, *Loganiaceae*, *Martyniaceae*, *Nolaneae*, *Oleaceae*, *Plantaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae* und *Solanaceae*. Wenn also ALEXNAT auch auf der einen Seite eine nähtere Verwandtschaft der Cucurbitaceen mit den *Synandrae* durch die Serodiagnostik festgestellt hat, so ist doch anderseits die ungeheuer große Reichweite des Cucurbitaceenserums, worunter natürlich die Eindeutigkeit der Versuche stark leidet, zu bedenken. Im Gegensatze zu den Cucurbitaceen wurden die Campanulaceen und Compositen, da sie ALEXNAT nicht als Immunisationszentren verwenden konnte, von anderen Ausgangspunkten her erreicht, und zwar die Campanulaceen in positiven Reaktionen, wie erwähnt, von den Cucurbitaceen, *Resedaceae* und *Loasaceae*. Ein negatives Ergebnis für die Campanulaceen wurde von den für uns interessanten Familien von den *Caricaceae* aus gefunden. Was die Compositen betrifft, so hat sie bereits GOHLKE als Immunisationszentrum benutzt, positive

Reaktionen hat er erzielt mit sämtlichen Compositen, mit den Cucurbitaceen, mit den Lobeliaceen und mit den Campanulaceen. Von den negativ reagierenden wollen wir die *Passifloraceae*, *Caricaceae* und *Dipsacaceae* erwähnen. ALEXNAT hatte auch positive Reaktionen mit dem Cucurbitaceenserum bei anderen Reihen der Sympetalen erreicht, wie bei *Tubiflorae*, *Contortae*, *Ligustrales* und *Rubiales*, und damit die Annahme der Zugehörigkeit der Cucurbitaceen zu den Sympetalen im allgemeinen gestützt. Die negativen Reaktionen mit den Caricaceen sind für die Auffassung der Serodiagnostiker bezüglich der Cucurbitaceen günstig. Wenn wir die serodiagnostischen Resultate ansehen, so weist zwar die Verwandtschaft in die Nähe der *Synandrae* hin, von einem definitiven Resultate kann man aber nicht sprechen. Besonders durch die außerordentliche Reichweite erscheinen die Ergebnisse stark abgeschwächt. Solange die von WETTSTEIN geforderten Kriterien nicht erreicht sind, kann von einem für die phylogenetisch-systematische Forschung maßgebenden Resultate nicht die Rede sein. Es sind dies: klare Eindeutigkeit der Reaktionen einerseits; anderseits keine zu große Gegensätzlichkeit mit allen vorhandenen gut fundierten, morphologischen Merkmalen.

Die Abtrennung der Cucurbitaceen von den *Synandrae* erscheint dadurch gerechtfertigt, daß Merkmale vorhanden sind, welche die Verbindung beider Familien außerordentlich lockern, zum Teil direkt gegen eine nähere Verwandtschaft sprechen.

Merkwürdige Gebilde sind die Staubgefäß der Cucurbitaceen. Bei den meisten Arten der Cucurbitaceen enthält das Androeceum 3 freie oder \pm vollständig miteinander verwachsene Staubfäden und auf diesen 5 oder 6 Pollenfächer. Dies führte früher zur Auffassung, daß das Androeceum aus 2 ditheischen und einem monotheischen Staubblatt bestehe. Daß bei den meisten Cucurbitaceen die Antheren gegen die Filamente nicht so scharf abgegrenzt sind, erleichtert nicht die Deutung des Komplexes von Pollenfächern. Diese Zygomorphie im Baue des Androeceums ist aber nicht die ursprüngliche Form. Bei der Gattung *Fevillea* haben wir vollkommene Aktinomorphie in Bau und Anordnung der Staubgefäß; von dieser Form kann man alle übrigen Formen des Androeceums ableiten (E. G. O. MÜLLER). Daß *Fevillea* relativ ursprünglich ist, wird durch die choripetale Bildung der Blütenhülle bestätigt. Die erste Neigung zur Zygomorphie finden wir bei *Thladiantha*. Bei *Sicydium* sehen wir bereits die untersten Teile der Staubfäden miteinander verwachsen, bei *Schizopepon* schreitet die Verwachsung schon bis an die Antheren fort, und bei den *Melothrieae* reicht sie endlich bis zur Spitze der Antheren. Die 3 Staubfadengebilde erleiden dann weiterhin Verwandlungen, indem sie sich sehr oft mit dem oberen Teil aneinanderneigen; eine Verwachsung der Rückseiten des Konnektivs tritt

ein; später findet diese Verwachsung an tiefer gelegenen Stellen statt; endlich verschmelzen die Staubfäden mehr und mehr zu einem Mittelsäulchen, an welchem außen noch 3 Furchen erkennbar sind. Bei den Sicyoideen verschwinden auch diese noch. Das Androeceum besteht darnach aus 5 ditheischen, wenn auch zweifächrigen Staubblättern, von den 2 Paar \pm miteinander verwachsen sind (MÜLLER). ZIMMERMANN, der 1922 die mannigfaltigen Staubgefäßformen untersucht hat, pflichtet dieser Deutung nicht bei, läßt die Frage aber offen. Wenn wir also den Bau des Andröceums der Cucurbitaceen mit dem der Campanulaceen und der übrigen *Synandreae* vergleichen, so ist er wohl ein ganz verschiedener, vor allem ist das „*Synandrium*“ der Cucurbitaceen durch wirkliche Verwachsung entstanden. Die Plazentation, ein sehr gutes systematisches Merkmal, ist bei den Cucurbitaceen marginal-parietal, während sie bei Campanulaceen marginal-zentralwinkelständig, nur in seltenen Fällen parietal ist (*Apetahia*, *Hovellia*). Die Antheren sind bei den Cucurbitaceen extrors, bei den *Synandreae* intrors, seltener extrors. Auch der Bestäubungsvorgang der Campanulaceen ist grundverschieden im Vergleich zur Blütenökologie der Cucurbitaceen. Jedenfalls sprechen diese Merkmale keineswegs für eine zu nahe Verwandtschaft beider Familien.

KRATZER hat nun auch die Verwandtschaftsverhältnisse der Cucurbitaceen bezüglich der Samenentwicklung untersucht. Seine eingehenden Beobachtungen vor und nach der Befruchtung erstreckten sich auch auf die *Caricaceae*, *Passifloraceae*, *Aristolochiaceae* und *Loasaceae*. Nach diesen Untersuchungen erhalten wir folgende Ergebnisse: Was die Beziehungen der Caricaceen zu den Passifloraceen betrifft, so sind ihnen sowohl grundlegende Merkmale, als auch spezielle Eigentümlichkeiten in der Testabildung gemeinsam (Sarcotesta, Hartschicht, Arillus-Anlage bei *Carica*) und wir können auf eine nahe Verwandtschaft beider Familien schließen. Was nun die Caricaceen, Passifloraceen und Cucurbitaceen betrifft, so stimmen die Cucurbitaceen im wesentlichen mit den beiden Familien überein, doch finden wir in speziellen Merkmalen keine genügend positiven Ergebnisse. Ähnlichkeit in der Ausbildung der Epidermis ist wohl vorhanden; hingegen auffallende Verschiedenheit in der Bildung der Hartschicht. Unverwendbar für eine Verwandtschaft sind die bei Caricaceen, wie Cucurbitaceen auffallend starken Verdickungen des äußeren Integumentes, da sie Entwicklungsmäßig nicht homolog sind. Es sind noch einige Ähnlichkeiten vorhanden, doch reichen die Merkmale im allgemeinen als Beweis für eine nähere Verwandtschaft nicht aus. Wobei absolut nicht behauptet werden kann, daß sie gegen eine Verwandtschaft sprechen. Finden sich andere systematische, übereinstimmende Merkmale, so steht die Samenentwicklung nicht hindernd im Wege, die Familien aneinander zu reihen. Ganz gegenteilig sind aber die Be-

ziehungen der Cucurbitaceen zu den Campanulaceen. Die Samenanlagen der Campanulaceen haben ein Integument und einen dünnen Nucellus, während die der Cucurbitaceen zwei Integumente und einen stark entwickelten Nucellus besitzen. Lägen auch sonst in den Ovulis Ähnlichkeiten vor, so müßte man schon im Hinblick auf diese beiden Argumente entscheiden, daß die Samenentwicklung direkt gegen eine Verwandtschaft der Cucurbitaceen mit den Campanulaceen spricht. Ferner sind auch nach den Untersuchungen KRATZERS die Cucurbitaceen mit den Loasaceen, Aristolochiaceen, Begoniaceen und Ebenaceen nicht in Beziehungen zu bringen. Schließlich besteht auch ein Unterschied in der Endospermbildung. Während sie bei Cucurbitaceen nuklear ist, sehen wir bei Campanulaceen, wie überhaupt bei den *Synandreae* eine meist zelluläre.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen und Campanulaceen erscheinen auch durch anatomisch-physiologische Unterschiede stark gelockert. Besonders wichtig ist dabei der Besitz von gegliederten Milchsafröhren bei den Campanulaceen, die sich in fast allen Organen befinden. Festgestellt wurden die gegliederten Milchsafröhren systematisch für die Blätter aller Gattungen (ENGLER-PRANTL *Campanuloideae*) von H. SCHMIDT mit Ausnahme von *Sphenoclea*. Außerdem ist das ungemein häufige Vorkommen von Inulin besonders für die Campanulaceen charakteristisch. Es wurde von PRANTL bei *Campanula rapunculoides* entdeckt, später durch G. KRAUS bei einer größeren Anzahl von Gattungen nachgewiesen. Was nun die anderen Familien aus der Reihe der *Synandreae* diesbezüglich betrifft, so hat bei den Lobeliaceen YDRAC das Milchsafröhrensystem bei einer großen Anzahl von Gattungen beschrieben. Bei den *Goodeniaceae*, den *Lobeliaceae* und *Styliadiaceae* findet sich zwar kein Milchsaft vor, doch ist Inulin vorhanden (G. KRAUS). Schließlich sind auch für die Compositen unter anderem die Milchsafröhren und das Vorkommen von Inulin charakteristisch. Wir sehen also bei den Campanulaceen, Lobeliaceen, Goodeniaceen, Styliadiaceen und Compositen das Inulin außerordentlich weit verbreitet; es wird also auch durch den Chemismus die Verwandtschaft bekräftigt. Das Inulin ist aber durchaus nicht auf diesen Verwandtschaftskreis beschränkt, wenngleich es ansonsten nur in sehr vereinzelten Fällen vorkommt. Im Gegensatz dazu haben die Cucurbitaceen weder irgendwelche Milchsaftgefäß, noch Inulin und wir sehen also Merkmale, in denen beide Gruppen, *Synandreae* und *Cucurbitales* scharf voneinander abweichen: ein weiterer Punkt, die Cucurbitaceae als eigene, durch recht gut präzisierte Familienmerkmale ausgezeichnete Reihe zu belassen.

Genaue Untersuchungen über die Familie der Cucurbitaceen liegen in jüngster Zeit von A. ZIMMERMANN vor, der sie von den verschiedensten Gesichtspunkten aus eingehend studiert hat. Bei Betrachtung der Behaarungsverhältnisse fiel ihm auf, daß die Trichome der Blüten bei den

von ihm untersuchten Arten ziemlich weitgehende Verschiedenheiten aufweisen, im Gegensatze zur Trichombildung der vegetativen Teile, deren Mannigfaltigkeit verhältnismäßig geringfügig erscheint. Tatsächlich ergab die genaue Untersuchung, daß trotz der großen Mannigfaltigkeit einerseits die Haare der einzelnen Arten der gleichen Gattung einen im wesentlichen gleichartigen Bau zeigen, anderseits die Trichome einzelner Gattungen untereinander eine Übereinstimmung aufweisen, die auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen denselben hinweist. Der Wert für die Systematik war klar und es ist in diesem Merkmale die Familie der Cucurbitaceen gut umschrieben. Es lag nun nahe, die diesbezüglichen Verhältnisse bei den Campanulaceen, deren Ähnlichkeiten mit den Cucurbitaceen immer hervorgehoben werden und die auch die Zusammenlegung der Cucurbitaceen mit den übrigen Familien zur Reihe der *Synandrae* verursachten, zu untersuchen. Die systematisch-diagnostische Bedeutung der Pflanzenbehaarung ist bekannt.

Das Untersuchungsmaterial wird zweckmäßig gattungsweise besprochen und mit den Ergebnissen ZIMMERMANNS (Cucurbitaceen) verglichen werden.

Untersuchtes Material

Campanulaceae

Campanula alliariaefolia, alpina, barbata, caespitosa, carpathica, cochleariifolia, elatines, glomerata, isophylla, istriaca, latifolia, linifolia, medium, muralis (Portenschlagiana), patula, persicifolia, pulla, pusilla, Rainieri, rapunculoides, rapunculus, rotundifolia, sarmatica, Scheuchzeri, Scheuchzeri alba, sibirica, solstitialis, Tommasiniana, trachelium, turbinata, Waldsteiniana, Zoysia.

Sympyandra Wanneri.

Adenophora liliifolia.

Asyneuma limoniifolium.

Legousia hybrida, speculum.

Michauxia campanuloides.

Heterocodon rariflorum.

Phyteuma austriacum, charmelii, charmelioides, comosum, Halleri, Michelii, orbiculare, Scheuchzeri, Sieberi, spicatum.

Canarina campanula.

Wahlenbergia grandiflora.

Codonopsis assuriensis, clematidea, lanceolata.

Roella ciliata.

Hedraianthus bosniacus, dalmaticus, serpyllifolius, tenuifolius.

Jasione blepharodon, montana.

Platycodon grandiflorus.

Musschia aurea, Wollastonii.

Sphenoclea zeylanica.

Cyphiaceae

Cyphia digitata.

Lobeliaceae

Lobelia coerulea, *Dortmanna*, *erinus*, *inflata*, *Richardsoni*, *syphilitica*.
Centropogon longipes.

Pratia hederacea.

Laurentia Michelii.

Die Blütentrichome der Campanulaceen

Da es sich in erster Linie darum handelte, festzustellen, wie weit Gestalt und Struktur der Blütentrichome sowohl als rein systematisches, wie auch als phylogenetisches Merkmal zu verwenden wäre, konnten die Inhaltskörper weiter nicht berücksichtigt werden, da auch hauptsächlich Alkoholmaterial zur Verwendung gelangte. Doch wurde auch eine sehr große Menge lebenden Materials zur Beobachtung herangezogen, sowie Herbarmaterial, soweit es sich um schwerer erreichbare Gattungen handelte. Es soll nachstehend die Behaarung an allen Teilen der Blüte beschrieben werden, mit Ausnahme der am Griffel befindlichen Sammellaare, die später gemeinsam erörtert werden sollen.

Campanula

Bei dieser, viele Arten umfassenden Gattung wurde eine fast vollständige Übereinstimmung in den Behaarungsverhältnissen gefunden. In erster Linie trifft dies auf die einzelligen Trichome zu, deren Membranen mit papillenartigen Ausstülpungen bedeckt sind und die in allen Fällen über die Gesamtoberfläche der Membran gleichmäßig verteilt sind. Letzteres trifft nicht nur für die Gattung *Campanula*, sondern auch für alle anderen untersuchten Gattungen zu, bei denen derartige Trichome vorkommen, wenngleich das Aussehen der papillenartigen Erhebungen nicht überall gleich ist. Was die Größe und Form der auf diesen Haaren vorkommenden Papillen betrifft, so sehen wir sie kreisrund oder oval (Abb. 1, Fig. 1), regelmäßig oder unregelmäßig begrenzt, außerdem längliche Papillen (Abb. 1, Fig. 2) von gut sichtbar begrenzten bis zu undeutlich wahrnehmbaren Begrenzungen, die dann schließlich zu Membranfaltungen führen können (*Campanula*, *Legousia*, *Phyteuma*). Manchmal sehen wir verschiedene Papillenform auf Trichomen desselben Individuums oder am gleichen Trichom, auch kommt es vor, daß die Papillen am gleichen Trichom gegen die Haarspitze zu kleiner werden. — Diese Haare sollen als Papillenhaare bezeichnet werden. Ferner sind mit einigen Ausnahmen an den Staubgefäßern die untersten Teile der Filamente schaufelartig verbreitert (Filamentschaufel) und in allen Fällen mit glattwandigen Trichomen, meist sehr dicht besetzt, auch wenn die Haare der übrigen Blütenteile andere Beschaffenheit zeigen. Mit diesen Haaren stimmen auch die Trichome am Corolleninnengrunde sehr häufig überein. An den Coroll-

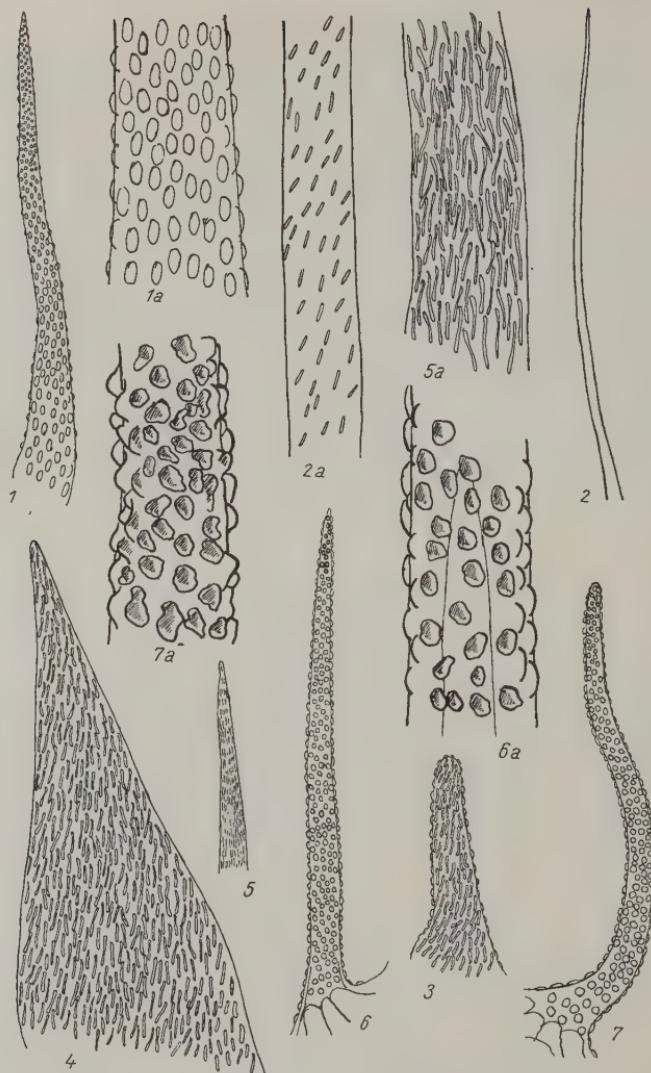


Abb. 1. Papillenhaare von Campanulaceen

Fig. 1. *Campanula sibirica*, Papillenhaar des Kelches. — Fig. 1a. Stück davon stärker vergrößert. — Fig. 2. Papillenhaar des Corollzipfelrandes von *C. surmatica*. — Fig. 2a. Stück davon stärker vergrößert. — Fig. 3. *Asyneuma limoniifolium*, Papillenhaar vom Kelchgrund. — Fig. 4. *Legousia speculum*, Papillenhaar von der Corolle. — Fig. 5. *Phyteuma orbiculare*, Papillenhaar vom Kelch. — Fig. 5a. Stück davon stärker vergrößert. —

Fig. 6. *Hedraianthus bosniacus*, Papillenhaar vom Hüllblatt. — Fig. 6a. Stück davon stärker vergrößert. — Fig. 7. *H. dalmaticus*, Papillenhaar vom Blatt. — Fig. 7a. Stück davon stärker vergrößert

zipfeln wurden oftmals Büschel einzelliger Haare mit Neutralfett beobachtet. Ihre Form war mitunter eine keulen- bis geweihförmige oder rundlich endigend. Wenn auch Fetttröpfchen an anderen Orten vorkommen, so ist das Fett in den vorgenannten Trichomen doch am häufigsten (Fetthaartypus). Da im Alkoholmaterial diese Haarbüschel sehr oft zu beobachten sind, ist anzunehmen, daß Fetthaare innerhalb der Gattung *Campanula* sehr verbreitet sind. Vom Corollzipfende ausgehend reichen sie bei einigen Arten bis zum Schnittpunkte zweier Corollzipfeln.

Wenn wir einzelne Arten herausgreifen, so sehen wir bei *C. latifolia* am Kelch dickwandige Papillenhaare mit großen, kreisrunden Papillen. Auch Zwillingsbildung kommen vor. Die Corollentrichome sind hier glattwandig. Die vegetative Region besitzt einzellige Papillenhaare mit länglichen Papillen. Bei *C. alpina* sehen wir am Kelch sehr lange, spitz zulaufende Papillenhaare, deren Papillen gegen die Haarspitzen zu spärlicher werden, gleich den Trichomen an den Anhängseln in den Kelchbucht. An der Corolle selbst kann man an den Trichomen Übergangsformen beobachten (teils glattwandig, teils papillös), die Papillen selbst sind wegen ihrer Zartheit und Kleinheit nur mit stärkster Vergrößerung wahrnehmbar. Bei *C. trachelium* haben wir am Kelch und an der Corollenunterseite Papillenhaare, an der Oberseite sind sie bereits glattwandig; der Haarfuß ist oftmals von einem epidermalen Sockel umgeben. Bei *C. alliariaefolia* sind Kelch und Corollenaußenseite mit Papillenhaaren verschiedenster Größe besetzt, deren Papillen zum Teil in Membranfaltung übergehen; die Innenseite hingegen weist fast nur glattwandige Trichome auf, dazwischen aber auch Papillenhaare mit zarten, sehr schwer erkennbaren Papillen. In *C. Scheuchzeri* besitzen wir einen Fall, wo die vegetative Region glattwandige Haare besitzt, während in der Blütenregion Papillenhaare angedeutet sind. — *C. sarmatica* besitzt einzellige Kelchhaare mit rundlichen Papillen im oberen Haarteil, während der größere, übrige Teil längliche Papillen bis zu Membranfaltungen aufweist. Bei *C. rapunculoides* sehen wir ein Übergreifen der Papillenhaare der vegetativen Region auf den Kelch und den Großteil der Corolle; dort-selbst aber ein allmähliches Übergehen in Trichome mit strukturloser Membran. *C. medium* besitzt durchwegs Papillenhaare, die manchmal eine ganz außerordentliche Länge haben. Während vegetative Region sowie Kelch und Anhängsel sehr dicht behaart erscheinen, sind Corollentrichome nur mehr spärlich vorhanden. Die Papillen selbst sind an den Blatthaaren groß und sehr deutlich ausgeprägt, am Kelch werden sie

bereits etwas kleiner und auf der Corolle sind sie schon sehr zart und schwer erkennbar. Bei *C. pusilla* sehen wir einen Übergang von Papillenhaaren der vegetativen Region zu solchen mit Membranfaltungen versehenen Trichomen bzw. zu glattwandigen in der Blütenregion. Bei manchen Arten sind die Papillen an den Trichomen deutlich ausgeprägt, wie z. B. an den sehr langen Corollenhaaren bei *C. barbata* (Papillen hier länglich) oder an den dickwandigen, einzelligen Kelchhaaren bei *C. sibirica*, wo die Papillen eine ziemliche Größe erreichen (Abb. 1, Fig. 1 und 1a). Bei dieser Art sind auch an den außerordentlich langen und sehr dünnen Corollentrichomen Übergänge zwischen Membranfalten und Membranpapillen zu bemerken, gleich den Trichomen der vegetativen Region, wo ebenfalls beide Typen und deren Übergänge vorkommen. Bei *C. Rainieri* ist die vegetative Region ziemlich dicht mit einzelligen Papillenhaaren besetzt, die Blüte selbst besitzt nur mehr vereinzelt diesen Trichomtypus, und zwar am Kelch und an den Fruchtknotenwandungen. Dies einige Beispiele.

Wenn wir die Gattung *Campanula* überblicken, so sehen wir ausnahmslos nur einzellige Trichome, zum größten Teile den als „Papillenhaare“ bezeichneten Typus. Das bei mehreren Arten dieser Gattung vorgefundene Fett (Fetthaartypus) wurde nur bei wenigen anderen Gattungen der Campanulaceen wieder angetroffen. Die Filamentschäufeln sind fast durchwegs und meist sehr dicht behaart, die Antheren selbst aber in den allermeisten Fällen gänzlich unbehaart.

Symphyandra

Von dieser Gattung wurde *S. Wanneri* untersucht. Sie unterscheidet sich von *Campanula* nur dadurch, daß die Antheren zu einer Röhre verwachsen sind. Am Kelchrand und an der -außenseite haben wir einzellige, ziemlich dickwandige weitlumige Papillenhaare. Die Papillen sind hier sowie an den anderen Blütenteilen nur mit stärkster Vergrößerung wahrnehmbar. Die Innenseite ist fast unbehaart. Die Verteilung der Kelchhaare ist eine ziemlich gleichmäßige. An der Corolle befinden sich an den Corollzipfelenden, bis zur Einschnittbasis reichend, kleine meist keulenförmige Fetthaare mit deutlicher Mehrschichtigkeit der Membran. Doch wurden auch in der Corolle zahlreiche Fetttröpfchen beobachtet. An der Corollenaußenseite haben wir ferner einzellige Papillenhaare, und zwar beginnen sie bereits in der Fetthaarregion und reichen fast über die ganze Corollenaußenseite; sie gehen gegen den Corollengrund zu über in schmale Haare mit glatter Membran, deren Spitze immer etwas abgebogen ist, und die bald kleiner, bald größer, immer aber einzellig sind. Ganz an der Basis gibt es dann auch einzellige, breitere Haare mit köpfchenförmigem Abschluß und ohne Membranstruktur. An den Staubgefäßern haben wir vereinzelt kleinere Papillenhaare. Die Filamentschäufel ist

bei *Sympyandra Wanneri* unbehaart. Die Behaarung an den Vegetationsorganen stimmt mit dem Typus von Kelch und Corolle überein.

Adenophora

Adenophora liliifolia besitzt einen gänzlich unbehaarten Kelch. Auch die Corolle ist mit Ausnahme einzelliger glattwandiger Trichome am inneren Corollengrund ebenfalls haarlos. An der Filamentschafel befinden sich einzellige, glattwandige, längere Haare mit köpfchenförmig verbreitertem Ende, während sie am schmalen Teile des Filamentes kürzer und breiter werden. Die Antheren selbst sind unbehaart. Erwähnenswert sind noch kurze, einzellige Haare mit ebenfalls glatter Wandung an den Blumenkronzipfeln.

Asyneuma

Bei *Asyneuma limoniiolium* sehen wir die Randepidermis manchmal narbenpapillenartig vorgewölbt und die Membran mit Papillen bedeckt. Gegen die Kelchbasis zu (Außenseite) werden diese Vorwölbungen immer größer, bis dann endlich kürzere einzellige Papillenhaare entstehen (Abb. 1, Fig. 3). Den gleichen Haartypus besitzt die Corolle. Die morphologische Oberseite ist mit kurzen, kegelförmigen, einzelligen Papillenhaaren bedeckt, die regelmäßig über die ganze Epidermis verteilt sind. Auch an der morphologischen Unterseite befinden sich vereinzelt einzellige längere Papillenhaare. Am Corollengrunde sind die oftmals wiederkehrenden einzelligen, glattwandigen, oben abgerundeten Haare, die mit starker Vergrößerung ebenfalls feine Membranausstülpungen zeigen, so daß also der Übergang der Papillenhaare zu den glattwandigen ein allmählicher ist. Was die Staubgefäß betrifft, so sehen wir am verlängerten Ende des Connectivs einzellige Trichome ohne Membranstruktur. Die Antheren selbst sind unbehaart. Bei dieser Art sehen wir auch Papillenhaare an der Innenfläche der Carpiden; an der äußeren Fruchtknotenwand reichen sie in die vegetative Region. An den Blättern haben wir ähnliche Verhältnisse wie am Kelch. Doch sind im Gegensatze zum Kelch eigentliche Trichome nicht vorhanden. Die Papillenhaare sind also an den vegetativen Organen nur angedeutet und kommen erst in der Blütenregion zur Ausbildung.

Legousia

Von dieser Gattung, die im allgemeinen nicht stark behaart ist, wurden die zwei bekannten heimischen Arten untersucht. Bei *Legousia speculum* ist der Kelch, vornehmlich die Randzellen, mit spitzen kürzeren einzelligen Haaren bedeckt, die sehr dickwandig und mit Papillen bedeckt sind. Dabei gibt es allmähliche Übergänge von den Papillen zu Membranfaltungen, wie sie auch bei den anderen Trichomen dieser Gattung vor-

kommen. An der Kelchbasis verdichten sich diese Haare. An der Corolle sehen wir an den Corollzipfelenden kurze einzellige, oben abgerundete Trichome mit glatter Membran. Ferner befinden sich an den Corollspitzen nahe beisammen je drei bis vier einzellige, dünnwandige Trichome mit länglichen, sehr deutlichen Membranfaltungen (Abb. 1, Fig. 4). Im übrigen ist die Corolle gänzlich unbehaart. Die Staubgefäße, deren Filamente hier nicht verbreitert sind, haben am Konnektivende und an den Antheren selbst zwei bis drei einzellige, glattwandige Trichome. An der inneren, wie an der äußeren Fruchtknotenwandung ist die Epidermis vorgewölbt und mit Papillen bedeckt, die wieder rundlich bis länglich sein können. Je weiter dies in die vegetative Region reicht, desto mehr nehmen diese dickwandigen Papillenhaare an Größe zu. Bei *Legousia hybrida* liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Corolle ist mit Ausnahme der an den Corollzipfelenden befindlichen einzelligen, glatten Haare ohne Trichome.

Michauxia

Von dieser sechs orientalische Arten umfassenden Gattung wurde *M. campanuloides* untersucht. An den vegetativen Organen befinden sich dickwandige, einzellige Papillenhaare; ebenso sind der Kelch und die in den Kelchbuchten befindlichen Anhängsel mit einzelligen Papillenhaaren bedeckt. Die Papillen an den Membranen dieser Trichome sind sehr zart und nicht immer leicht sichtbar. Die nicht allzu häufig vorkommenden Haare an den freien schmalen, zurückgekrümmten Blumenblättern sind einzellig und besitzen eine glatte Membran. Die Antheren sind unbehaart. Es ist also bei *Michauxia* ein Übergang von Papillenhaaren zu glattwandigen Haaren bemerkbar.

Heterocodon

Diese *Campanula* sehr nahestehende Gattung hat eine einzige Art, *H. rariflorus*. Wir sehen an allen Teilen der Blüte einzellige Papillenhaare mit sehr schön ausgebildeten Papillen; auch die Randepidermizellen des Blattes sind an der Membran mit kleinen Papillen versehen.

Phyteuma

Von dieser etwa 40 Arten umfassenden Gattung wurden 10 Arten untersucht, doch waren die Behaarungsverhältnisse sehr einfache. Die Membran der Trichome weist sehr oft Faltungen auf, die dann manchmal das Bild länglicher, gut abgegrenzter Papillen darbieten. Der Gesamthüllkelch der an den Blütenstand der Compositen erinnernden Infloreszenz war, sowie die vegetativen Organe, entweder gänzlich unbehaart oder mit einzelligen glattwandigen, oder mit Membranfaltung versehenen Trichomen besetzt. Der Kelch der Einzelblüten war in den meisten Fällen

unbehaart, nur bei *Ph. Sieberi*, *orbiculare* und *comosum* waren einzellige Haare mit Membranfaltungen vorhanden, diese nur mit stärkster Vergrößerung sichtbar (Abb. 1, Fig. 5 und 5a). Was die Corolle betrifft, so war auch sie in allen Fällen unbehaart mit Ausnahme des Corolleninnengrundes, der einzellige, glattwandige, meist sehr lange dünne Trichome besitzt, spitz, stumpf oder köpfchenförmig endigend. Die einzelligen glattwandigen oder mit Membranfaltungen versehenen Trichome der vegetativen Organe haben ein spitzes Ende und eine außerordentlich dicke Membran. Papillenhaare kommen bei dieser Gattung nicht vor.

Canarina

Bei *Canarina campanula* sind Kelch, Corolle und Antheren gänzlich trichomlos mit Ausnahme einzelliger kleiner, zu Büscheln vereinigter Haare an den Corollzipfeln, die bis zur Einschnittbasis herunterreichen.

Wahlenbergia

Bei *Wahlenbergia grandiflora* sind die Behaarungsverhältnisse ziemlich einfache. Der Kelch ist, gleich den vegetativen Organen, unbehaart. Die Corolle, deren Epidermis sich am Kronzipfel büschelförmig vorwölbt, ähnlich wie bei *Codonopsis*, ist an der Außenseite trichomlos, an der Innenseite in der Corollenmitte befinden sich einzellige glattwandige Haare, die sich aber gegen den Corollengrund zu etwas verdichten. Diese Trichome können mit breitem oder spitzem Ende versehen sein oder auch ein abgeschnürtes Köpfchen besitzen. An den Staubgefäß ist die Filamentschafel hier außerordentlich breit und mit einzelligen glattwandigen, meist rundlich endigenden Haaren dicht besetzt, während der schmale Teil mit den gleichen Haaren spärlich bedeckt ist.

Codonopsis

Die untersuchten Arten ergaben bezüglich der Trichombildung wenig Bemerkenswertes. Der Kelch ist ganz unbehaart. Die Corolle ist bei *C. assuriensis* unbehaart, während bei *C. clematidea* an den Corollzipfeln kurze keulenförmige Haare sich befinden, die teils als epidermale Vorwölbung, teils bereits als Haar gewissermaßen ein Übergangsstadium von der Papille zum Trichom bilden. Am Grunde im Inneren der Corolle sind bei dieser Art einzellige, glattwandige Haare mit oftmals eingeschnürtem, köpfchenförmigem Abschluß. Diese Haare gehen auch über auf den breiten Teil des Filamentes, der \pm in den Blütenboden eingesenkt erscheint. Auch die vegetativen Organe sind unbehaart.

Roëlla

Bei *Roëlla ciliata* sehen wir am Kelch sehr dickwandige, einzellige Haare mit glatter Membran. Der Corollenrand ist zur Gänze mit feinen,

sehr vielen einzelligen, glattwandigen Haaren besetzt, die in normale, papillös vorgewölbte Epidermiszellen übergehen. An der Corolle selbst sitzen, und zwar besonders an den Gefäßbündeln, größere einzellige glattwandige Haare.

Hedraianthus

Bei den untersuchten Arten dieser Gattung sehen wir einzellige Trichome mit mehr oder weniger großen Papillen, wohl die größten und eigenartigsten vom untersuchten Material. Die zu Köpfchen vereinigten Blüten (ähnlich der Compositeninfloreszenz) sind von Deckblättern eingehüllt, die aber gegen das Innere der Köpfchen zu verschwinden, in seltenen Fällen rudimentär erhalten bleiben. Die durchwegs einzelligen Trichome dieser Deckblatthaare nun sind entweder ganz mit unregelmäßig begrenzten, warzenförmigen großen Papillen bedeckt (*H. bosniacus* — dabei mit stark verdickter Membran und engem Lumen — Abb. 1, Fig. 6 und 6 a) oder die Papillen nehmen bei den hier mit stumpfer Spitze endigenden Trichomen eine etwas mehr rundliche Form an; bei nicht so stark verdickter Membran (*H. tenuifolius*) finden wir schließlich Papillen (*H. dalmaticus*), die, kleiner wie die vorhergehenden, eine mehr länglich-ovale Gestalt annehmen. In allen Fällen sind die Trichome einzellig. Im Gegensatze zu einer sehr dichten Behaarung der Deckblätter (*H. bosniacus*, *tenuifolius*) sehen wir auch manchmal Deckblätter, wo nur die sehr verbreitete Blattbasis dichter mit Trichomen besetzt erscheint (*H. dalmaticus*). Was die Kelchblätter betrifft, so sind sie meist dicht behaart, und zwar ebenfalls mit einzelligen, ebenmäßig mit Papillen bedeckten Trichomen. Die Papillen selbst haben eine körnige bis rundliche Gestalt. Während die Behaarung von Deck- und Kelchblättern als stark bezeichnet werden kann, sehen wir an den Corollen spärliche Trichombildung. Und zwar haben wir nur an der Außenseite, dem Hauptgefäßbündelverlauf folgend, einzellige, mit Papillen bedeckte, meist spitz endigende Trichome. Die Form der Papillen ist eine mehr länglich-ovale, als runde. An den Corollazipfelenden befinden sich kurze einzellige, keulenförmige, glattwandige Haare. Beziiglich der Staubgefäßseheen wir an den Filamentschäufeln einzellige breite, oben abgerundete Haare. Am Konnektivende befinden sich kurze, einzellige narbenpapillenähnliche Haare mit glatter Membran; die Antheren selbst sind haarlos. Die vegetative Behaarung (Blatt) der untersuchten *Hedraianthus*-Arten erscheint vom gleichen Bau (Papillenhaare, Abb. 1, Fig. 7 und 7 a). Diese Trichome haben verschiedene Übergänge der Membranstruktur von großen warzenförmigen Papillen über getäfelte Strukturen zu kleinen, schön rundlichen und ovalen Papillen, wie wir aus den Abbildungen JANCHENS (Die *Edraianthus*-Arten der Balkanländer) entnehmen können. Die Skulptur der Membran kann aber auch so fein sein, daß sie bei schwacher mikroskopischer Ver-

größerung glatt erscheint und erst bei stärkster Vergrößerung ersichtlich wird.

Jasione

Bei dieser wenigen Arten umfassenden Gattung sind die Behaarungsverhältnisse recht einfache. Bei *Jasione montana* sind die äußeren Deckblätter des terminalen Köpfchens sehr zahlreich bedeckt mit einzelligen Papillenhaaren, gleich den Organen der vegetativen Region. Wenn wir aber die Einzelblüte betrachten, so sehen wir den Kelch, dessen Randepidermis papillös vorgewölbt ist, gänzlich unbehaart; ebenso entbehren die im oberen Teile papillöse Corolle, sowie die freien kurzen, am unteren Filament nicht verbreiterten Staubgefäße jeglicher Trichombildung. Der Übergang ist also ein ziemlich unvermittelter.

Platycodon

Bei *P. grandiflorus* (var. *Mariesii*) ist der Kelch auf ganz kurze Zipfeln reduziert und unbehaart. Auf der Corolle (die auch doppelt sein kann, wie überhaupt bei *Platycodon* die merkwürdigsten Übergangsformen in den Blütenwirteln vorkommen) haben wir an den Kronzipfeln vereinzelt einzellige, glattwandige, oben abgerundete Trichome mit breiter Basis. Die gleichen Haare befinden sich im Innern der Corolle am Grunde, die auch leicht abgeschnürt sein können (Milchröhren, Inulin). An der Filamentschafel sehen wir ebenfalls einzellige, oben abgerundete Haare ohne Membranstruktur. Ansonsten besitzt die Blütenregion, mit Ausnahme des Griffels, keinerlei Trichombildung.

Musschia

Von dieser Gattung wurden zwei Vertreter untersucht, und zwar *M. Wollastonii* und *M. aurea*. Der Kelch ist bei der einen Art unbehaart, bei der zweiten zahlreich mit einzelligen glattwandigen Haaren bedeckt. (Inulin). An den Corollzipfeln sind bei beiden Büschel kleiner, einzelliger Haare mit glatter Wand; die Corolle ist bei *M. Wollastonii* mit dem gleichen Haartypus bedeckt, bei *M. aurea* trichomlos. Die Staubgefäße sind gänzlich unbehaart, auch die Filamentschafel, die hier nicht sehr verbreitert ist.

Sphenoclea

Von der Gattung *Sphenoclea*, die wegen ihrer Besonderheit eine gesonderte Stellung in der Systematik der Campanulaceen einnimmt (*Campanuloideae-Sphenocleae*) wurde ein Herbarexemplar untersucht (*S. zeylanica*; einzige Art), doch waren nur mehr Fruchtstände daran vorhanden und es konnten daher keine Beobachtungen bezüglich der Trichomverhältnisse gemacht werden. Die sehr kleinen Blüten stehen in Ähren mit dicker Hauptachse, die glockenförmige Corolle besteht aus

einer kurzen Röhre und breiten Abschnitten. Die kurzen Staubfäden sind entweder frei oder am Grunde der Corolle angewachsen. Der Griffel ist sehr kurz und hier ohne Sammelhaare. Die Samen besitzen zahlreiche eigentümliche, ankerförmige Gebilde, die wohl zum Festhalten dienen; diese bestehen aus einem Stiel, von dessen Spitze drei nach rückwärts gebogene Äste ausgehen.

Die Griffelhaare der Campanulaceenblüte

Die Blüten der Campanulaceen sind schon durch ihre schönen, auffälligen Farben für Fremdbestäubung eingerichtet, die sowohl bei den diözischen, als auch bei den zwittrigen Arten stattfindet, welch letztere fast durchgehends proterandrisch sind. Bei der Bestäubung sehen wir zwei verschiedene Stadien, die schon CH. KONRAD SPRENGEL bekannt waren. Im ersten, dem männlichen Stadium, das bereits im Knospenzustand einsetzt, wird der Pollen auf dem Griffel abgelagert und von dortselbst befindlichen Haaren, die einen großen Teil des Stylus bedecken, aufgenommen und festgehalten, und die daher auch den Namen „Sammelhaare“ erhielten. Es ist dies der häufigste Fall, doch sind diese Haare manchmal durch klebrige Drüsen ersetzt. Nach dem Blühen werden die Antheren abgeworfen oder sie verwelken und die Blüte tritt nun in ihr zweites, das weibliche Stadium: die Griffel wachsen weiter, die Narben öffnen sich und werden mit den Pollen einer anderen, jüngeren Blüte belegt. Bei ausgebliebener Xenogamie tritt Autogamie ein, indem sich die Narbenlappen soweit zurückbiegen, daß sie mit den Pollenresten der gleichen Blüte in Berührung gelangen. Bei hängenden Blüten fällt der Blütenstaub direkt auf die Narbenäste. In diesem weiblichen Stadium nun bietet sich bezüglich der vorerwähnten Sammelhaare eine in der Pflanzenwelt einzigartige Erscheinung dar. Diese Trichome verschwinden plötzlich und man glaubte ursprünglich (ALPH. DE CANDOLLE), daß sie abfallen. Späterhin wurde, besonders durch BROGNIART festgestellt, daß sie nicht abfallen, sondern sich in sich selbst zurückziehen. Das Interesse der Botaniker für diesen merkwürdigen Vorgang wuchs, SCHLEIDEN berichtet darüber und bildet auch ein derartiges Trichom ab. Auch A. WEISS behandelt diesen eigenartigen Haartypus, doch haben sich trotz des Aufstieges der blütenökologischen Forschung die Berichte über die Griffelhaare der Campanulaceen nicht vertieft. HERMANN MÜLLER und KIRCHNER, ein gründlicher Kenner der Blütenökologie der *Campanula*-Arten, äußern sich nur sehr kurz über den Einstülpungsvorgang, KNUTH sagt darüber gar nichts aus. Nun hat in jüngster Zeit JOST Bau, Entwicklung und Einstülpung dieser Haare genau untersucht. Ihre ökologische Bedeutung ist klar. Die Haare bestehen aus dem eigentlichen Haarkörper, der über den Griffel hervorragt und aus dem Haarfuß, der in ein kleinzelliges Griffelgewebe eingesenkt

ist. Der Haarkörper ist oftmals ein langer, sich langsam zuspitzender Kegel, der aber so gekrümmmt ist, daß die Konkavseite der Griffel spitze zugewendet ist; während er also am Ansatz beinahe rechtwinklig auf der Oberfläche steht, ist sein Ende fast gleichlaufend dazu. Oder die äußerste Spitze ist sehr stark umgebogen und es sind außer diesen langen, gebogenen Trichomen noch kurze, gerade am Stylus vorhanden. Der Haarfuß bildet annähernd einen Winkel von 45° mit der Griffeloberfläche; Haarfuß und Haarkörper bilden also dort, wo sie aneinanderstoßen, einen stumpfen Winkel. Die Membran des Haarkörpers ist an der Spitze am stärksten und nimmt gegen die Basis zu sehr ab; sie zeigt schon ohne mikrochemische Untersuchung drei verschiedene Schichten: die äußerste ist die Cuticula, die manchmal mit Längsstreifen versehen und mit Sudan färbbar ist. Dann kommt als zweite die dickste Schicht, die Pektinlamelle, und endlich als dritte, innerste Schicht eine glänzende Zelluloselamelle, welche sich mit Chlorzinkjod schmutzigviolett färbt und meist eine deutliche, querverlaufende Streifung aufweist (Jost). Mit Rutheniumrot färbt sich entweder nur die Pektinlamelle oder noch dazu, wenn auch schwächer, die Zelluloseschicht. Die Pektinlamelle selbst ist außerordentlich stark quellungsfähig (verd. HCl, Jost), wie dies schon oftmals beim bloßen Einlegen der Schnitte in Chloralhydrat gesehen werden konnte. Bei *Campanula fragilis* hat Jost in der Pektinlamelle Kalziumoxalatkristalle eingelagert vorgefunden. Die oberste Zellschicht des Griffels berindet den Haarkörper an seiner Basis, namentlich am unteren Ende. Der Haarfuß ist im Verhältnis zum Haarkörper ungemein groß, und dadurch in die Lage versetzt, beim Einstülpungsvorgang den Haarkörper in sich aufnehmen zu können. Pektinlamelle und Zelluloselamelle des Haarkörpers finden in der Membran des Haarfußes eine schwache Fortsetzung. Jost hat zur genaueren Untersuchung *Sympyandra pendula*, *Campanula medium*, *rapunculoides*, *fragilis* und besonders *alliariaefolia* benutzt. Er weist auch auf die gleiche Haarform bei verwandten Gattungen, wie *Platycodon* hin. Es wurde nun nachgesehen, wie weit sich diese Form des Griffelhaares mit seinem eigenartigen Mechanismus bei dem untersuchten Material erstreckt. Als Hauptkriterien wurden Einstülpungsstadien und Haarfuß zusammen oder nur der Haarfuß allein aufgestellt. In manchen Fällen wurden am Griffel außer den Sammelhaaren und den gewöhnlichen Narbenpapillen noch kurze, gerade Haare ohne weitere Besonderheit wahrgenommen. Bemerkenswert ist, daß die Sammelhaare aller Gattungen in den weitaus meisten Fällen außer dem Stylus auch die Außenseiten der Narbenlappen vollkommen bedecken. Von der Gattung *Campanula* waren bei *C. Zoisii* und *Tommasiniana* die Sammelhaare nur in der Narbenpapillenregion vorhanden, der eigentliche Stylus unbehaart. Die Dreischichtigkeit der Membran konnte oftmals ohne weiteres wahrgenommen werden. Die

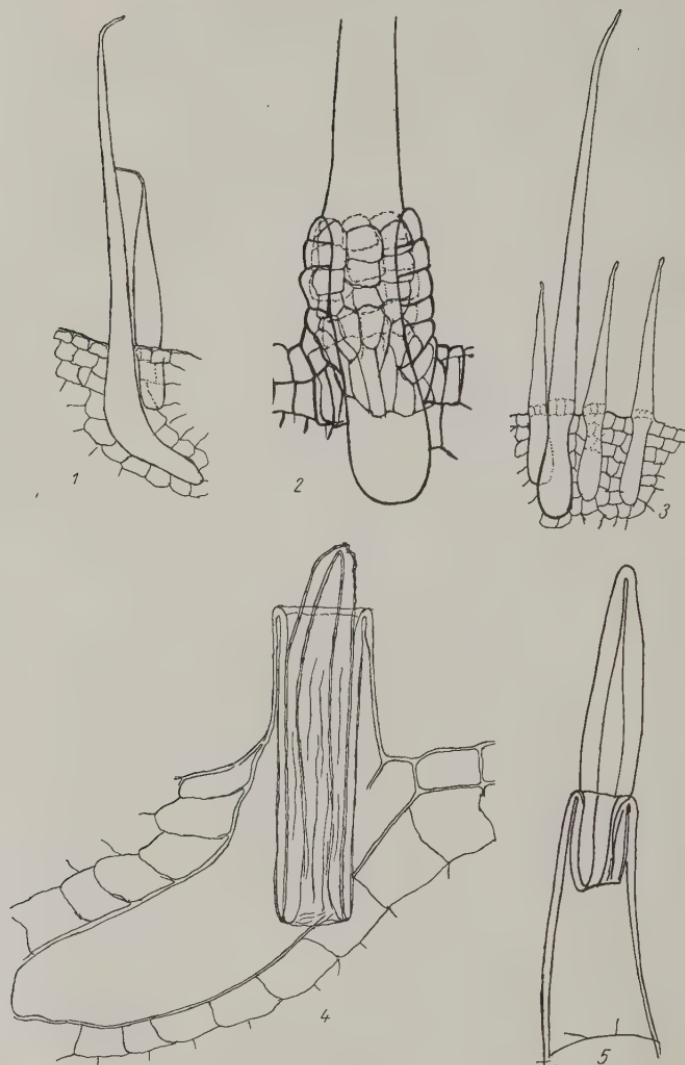


Abb. 2. Griffelhaare von Campanulaceen

Fig. 1. *Platycodon grandiflorus*, Sammelhaar des Griffels, nicht eingestülppt. — Fig. 2. *Codonopsis assuriensis*, Teil eines Griffelhaares; Epidermishaar bei drei verschiedenen Einstellungen. — Fig. 3. *Wahlenbergia grandiflora*, Sammelhaar uneingestülppt, Narbe noch geschlossen. — Fig. 4. *Hedraianthus dalmaticus*, Sammelhaar des Griffels, halb eingestülppt. — Fig. 5. *Legousia hybrida*, Griffelhaar im Einstülpfen begriffen

Form des Griffelhaares ist bei allen untersuchten Gattungen mehr oder weniger die gleiche ohne besondere Charakteristika. Das Ende entweder spitz, meist rundlich, oder eine Übergangsform zwischen beiden. So ist es durchgehends bei den untersuchten Arten der Gattung *Campanula* und bei *Asyneuma* (Abb. 2, Fig. 3). Bei *Wahlenbergia*, wo die Sammelhaare in der Länge variieren, sind die Enden dieser Trichome meist in eine dünne, gebogene Spitze ausgezogen. Ebenso ist bei der Gattung *Platycodon* die feine Haarspitze umgebogen (Abb. 2, Fig. 1). Bei *Codonopsis* (Abb. 2, Fig. 2) sind die Griffelhaare von einer Epidermishose umgeben, in der Form sind sie gleich den übrigen, der Haarfuß reicht aber nicht so tief in das Gewebe, auch der Winkel, den Haarkörper und Haarfuß einschließen, ist kleiner. Bei *Sympyandra* ist das Ende der Sammelhaare köpfchenförmig angeschwollen, so daß sie einen keulenartigen Eindruck machen; die gleiche Form besitzen hier auch die kleinen Narbenpapillen. Am Stylus reichen die Einstülpaaare nicht so weit herab wie gewöhnlich. Hier sowie bei anderen Gattungen, ist deutlich zu sehen, daß die Einstülpung bei den in der Narbenpapillenregion befindlichen Haaren beginnt und gegen die Basis zu fortschreitet, so daß man an einem Griffel alle Stadien der Einstülpung, angefangen von vollkommen intakten bis zu völlig eingezogenen Trichomen, beobachten kann. Bei den Gattungen *Adenophora* und *Hedraianthus* (Abb. 2, Fig. 4), ebenso *Musschia*, *Canarina*, *Roëlla*, *Jasione* und *Heterocodon* ist der Habitus der Sammelhaare der gleiche wie bei *Campanula*; Einstülpungsstadien und Haarfuß wurden immer gesehen. Bei *Michauxia*, von welcher Herbarmaterial zur Untersuchung gelangte, wurde infolge des stark beschädigten Materiales keines der beiden Kriterien genau wahrgenommen, doch ist es sehr wahrscheinlich, daß auch hier die Griffelhaare mit dem gleichen Mechanismus versehen sind. Bei *Roëlla* und *Musschia* befanden sich die Sammeltrichome nur in der Region der Narbenpapillen; bei *M.* auf der Unterseite der Narbenäste. Der Stylus selbst war unbehaart, doch wurden bei *Roëlla ciliata* am Griffel vereinzelt einzellige Haare ohne besondere Beschaffenheit beobachtet. *Roëlla* gehört zu jenen als Untertribus zusammengefaßten Gattungen (SCHÖNLAND in ENGLER-PRANTL), wo die Griffelhaare auch durch klebrige Drüsen ersetzt sein können, gleich der Gattung *Jasione*. Bei *Musschia* (Herbar) wurden keine Einstülpstadien gesehen. *Sphenoclea* besitzt keine Sammelhaare; sie nimmt überhaupt in der Systematik der Campanulaceen, ebenso wie *Pentaphragma* eine Sonderstellung ein. Bei *Cyphia digitata*, zu den *Cyphiaceae* gehörig, einer kleinen, vier Gattungen umfassende Übergangsfamilie von den Campanulaceen zu den Lobeliaceen, sehen wir keine Trichome mehr mit Einstülpmechanismus, sondern der Griffel ist hier, gleich anderen Teilen der *Cyphia*-Blüte mit einzelligen Papillenhaaren bedeckt. Bei der Gattung *Legousia* befinden sich typische *Campanula*-Griffelhaare mit Einstülp-

mechanismus (Abb. 2, Fig. 5). Die Gattung *Phyteuma* macht hierin eine Ausnahme. Hier konnten an den Sammelhaaren weder Einstülpungsstadien noch Haarfüße beobachtet werden; die Spitzen der Griffelhaare sind manchmal leicht geneigt. Wir konnten also bei sämtlichen untersuchten Gattungen mit wenigen Ausnahmen diesen eigenartigen Haartypus konstatieren, und da alle Campanulaceen, mit Ausnahme einerseits der bei ENGLER-PRANTL unter „*Campanuloideae-Campanuleae-Wahlenbergiae*“ zusammengefaßten Gattungen, bei denen entweder Sammelhaare oder auch noch klebrige Drüsen vorkommen können, anderseits von *Pentaphragma* und *Sphenoclea*, mit Sammelhaaren versehen sind, ist als sehr wahrscheinlich anzunehmen, daß dieser Typus des Griffelhaares innerhalb der Familie außerordentlich weit verbreitet ist.

Die Blütentrichome der Cyphiaceen

Die *Cyphiaceen*, eine kleine Übergangsfamilie von den Campanulaceen zu den Lobeliaceen, umfassen die Gattungen *Cyphia*, *Nemacladus*, *Parishella* und *Cyphocarpus*. Davon wurde von der etwa zwanzig Arten umfassenden Gattung *Cyphia* die Art *C. digitata* untersucht. In der vegetativen Region befinden sich, allerdings sehr vereinzelt, einzellige Papillenhaare (Stengel). Der Kelch ist unbehaart. Die Corolle ist im oberen Teil unbehaart, weiter unten, fast gegen die Basis zu befindet sich ein Ring einzelliger Papillenhaare mit sehr schön ausgebildeten Papillen. Von den vier Gattungen sind die Antheren bei *Nemacladus*, *Parishella* und *Cyphocarpus* unbehaart, bei *Cyphia* aber oftmals behaart. Bei unserer Art sind die Staubgefäße außerordentlich stark behaart, und zwar in erster Linie am Konnektiv. Die Antheren selbst sind dicht besetzt mit sehr langen, einzelligen Papillenhaaren mit prächtig ausgebildeten Papillen, die zum Teil an die Trichome bei *Hedraianthus* erinnern. Das Filament ist ebenfalls mit Papillenhaaren besetzt, die aber bedeutend kürzer und auch nicht so zahlreich sind, wie an den Theken. Auch am Griffel befindet sich der gleiche Haartypus.

Die Blütentrichome der Lobeliaceen

Von dieser Familie, die den Campanulaceen außerordentlich nahesteht, wurden einige Vertreter hinsichtlich der Behaarungsverhältnisse der Blütenteile untersucht, und eine im wesentlichen den Campanulaceen gleiche Trichombeschaffenheit festgestellt. Doch wird hier der Typus des einzelligen Haares, wie er sich bei den Campanulaceen mit geringen Ausnahmen ausschließlich vorfindet, bereits verlassen, wie ja auch die weiteren Familien der *Goodeniaceae*, *Stylidiaceae*, *Brunoniaceae* und endlich die Compositen andere Behaarungsverhältnisse, was die vegetativen Organe betrifft, aufweisen. Doch spielt dies weiter keinerlei Rolle, da ja betreffs der systematischen Zusammengehörigkeit dieser Familien,

einschließlich der Campanulaceen, kein Zweifel besteht. — *Lobelia*. Bei *L. coerulea* ist die Außenseite des Kelches, ebenso wie die Oberfläche der vegetativen Organe ziemlich dicht bedeckt mit einzelligen Haaren, deren Membran mit Übergangsformen von Papillen zu Membranfaltungen versehen sind, die aber mehr der Papillenform zuneigen, ähnlich wie bei manchen Campanulaceen. Auf der Corollenaußenseite und an den Corollazipfeln nehmen die Papillen an den Trichomen ab und gehen in Faltungen über. Die infolge ihrer Verwendung beim Bestäubungsvorgang als „Fegehaare“ bezeichneten Griffeltrichome, hier am Griffelende in ein Büschel vereinigt, sind gleichfalls einzellig. Die zu einer Röhre verwachsenen Antheren besitzen am oberen Ende ein Büschel sehr schmaler einzelliger Haare; ebenso die Filamente. Bei *L. Richardsoni* sehen wir am Kelche einzellige, dickwandige Haare mit gewellter Membran, übergehend in längliche Papillen. Die Corolle ist an ihrer gesamten Innenseite dicht besetzt mit einzelligen Papillenhaaren mit sehr schön ausgebildeten rundlichen Papillen. Die Länge der Trichome variiert. Die Papillen an den Haaren sind sehr dicht gedrängt. An der Innenbasis der Corolle werden die Haare glattwandig. Der Kranz der Fegehaare, der sich hier knapp unter dem in eine Spitze auslaufenden Ende des Griffels befindet, besteht aus einzelligen Haaren mit Membranfaltungen. Die Antheren sind im oberen Teile mit einzelligen Haaren bedeckt. Der zu einer Röhre verwachsene Teil des Filamentes ist unbehaart, während die freien Filamentteile an der Basis mit einzelligen, glattwandigen Haaren bedeckt sind. Die Trichome der vegetativen Teile sind ebenfalls Papillenhaare mit länglichen Papillen. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei anderen Vertretern der Gattung *Lobelia*. — Von der Gattung *Pratia* wurde *P. hederacea* untersucht. Vegetative Organe, Kelch und Corolle, die im oberen Teile sehr papillös ist, sind unbehaart. Am Griffel und an den Staubgefäßern sind einzellige Trichome mit Membranfaltungen vorhanden. Doch gibt es bei anderen *Pratia*-Arten auch Trichome, die, in einer Reihe angeordnet, aus zwei bis drei Zellen bestehen können, wie wir dies auch bei der Gattung *Centropogon* sehen, wo sich am Kelch einzellreihige, aus zwei oder drei Zellen bestehende Haare mit glatter Membran befinden. Die Außenseite der Corolle ist mit Ausnahme der Corollspitzen regelmäßig von einzelligen bis zweizelligen Trichomen bedeckt, die in der Regel glattwandig sind, sonst aber auch mit Membranfaltungen versehen sein können, die manchmal schon Papillenform annehmen. Der Griffel und die Staubgefäße haben wieder einzellige Haare mit Membranfaltungen. Die vegetativen Organe sind unbehaart. — Bei *Laurentia Micheliae* sind Blätter und Kelch unbehaart, ebenso Corollaspitzen und -basis, während der übrige Teil der Corolle mit einzelligen breiteren, oben abgerundeten Haaren bedeckt ist, deren Membran sehr zarte Faltungen aufweist. Antheren und Griffel besitzen

wiederum einzellige Haare mit Membranfaltungen. — Die Behaarung der Lobeliaceen, wo die Blütentrichome mit denen der vegetativen Region übereinstimmen, besteht also aus einzelligen oder einzellreihigen Trichomen; die nicht sehr verdickte Membran ist entweder glattwandig, gekörnt, gefaltet, warzig oder mit Papillen versehen. Einen besonderen Haartypus besitzt, soweit bekannt, *Siphocampylus Columnae* Don, nämlich acht- und auch mehrstrahlige Büschelhaare, die einem mehrzelligen Stiel aufgesetzt sind. Wenngleich auch bei den Lobeliaceen der einfache Typus des einzelligen Haares bereits verlassen wird, so kommt doch ihre Annäherung an die Campanulaceen auch in den Behaarungsverhältnissen, sowohl der Blütenregion als auch der vegetativen Teile, sehr deutlich zum Ausdruck.

Vergleich der Blütentrichome von Campanulaceen und Cucurbitaceen

Wir wollen nun sehen, inwieweit sich die Trichome der reproduktiven Organe der beiden in Frage stehenden Familien miteinander vergleichen lassen.

ZIMMERMANN hat festgestellt, daß die Blütentrichome bei den Cucurbitaceenarten, besonders die im Innern der Kelchröhre und an der Basis der Corollblätter befindlichen Haare eine sehr verschiedene Gestalt aufweisen, im Gegensatze zu der Behaarung der vegetativen Organe, deren Unterschiede verhältnismäßig gering sind; ähnlich den in der Umgebung der Pollenfächer vorkommenden, sogenannten Klebstoffhaaren. Wir wollen von den eingehenden Untersuchungen ZIMMERMANNS auszugsweise die charakteristischen Haartypen betrachten. — Bei *Corallocarpus*, *Cucumis* und *Melothria* kommen als „Papillenhaare“ angeführte, vielzellige, einzellreihige Trichome vor, deren Außenwandungen mit papillenartigen Ausstülpungen versehen sind; es ist bemerkenswert, daß Größe und Zahl dieser Papillen bei den verwandten Arten der gleichen Gattung große Übereinstimmung zeigen, während die verschiedenen Gattungen diesbezüglich ziemlich auseinander gehen. Dabei unterscheidet man Arten, wo bei den mehrzelligen Papillenhaaren die Papillenzellen bis zur Spitze reichen, es kann aber auch als Abschluß ein glattwandiges Köpfchen sich vorfinden (*Cucumis*, *Melothria*). Die Köpfchenhaare können aber auch glattwandige Stielzellen besitzen. Bei *Corallocarpus*-Arten ist ein großer Teil der unteren Zellen der Papillenhaare oft ganz papillenlos und in der Mitte eingeschnürt. Außer diesen, für die drei Gattungen charakteristischen Haaren, finden sich noch Haare mit sehr langer, bald spitzer, bald stumpfer Endzelle. Das Köpfchen der Papillenhaare ist mehrzellig, oft klein und kugelig oder durch eine Längswand zweigeteilt (*Melothria*). Merkwürdig sind die Papillenhaare bei *Corallocarpus*-Arten, wo nur die obersten Zellen der Trichome Papillen

besitzen, die in einem Kreise unter der oberen Querwand stehen, während die unteren Zellen ohne Papillen und in der Mitte mehr oder weniger eingeschnürt sind und daher knochenförmige Gestalt besitzen. Diese Haare gehen über in kürzere Haare, deren oberste Zelle zahnförmige Ausstülpungen aufweist oder manchmal auch kugelförmig angeschwollen ist. Diese mehrzelligen Trichome haben verschiedene Übergänge bis zu zweizelligen an den Corollzipfeln. Köpfchenhaare fehlen. Bei den Papillenhaaren von *Cucumis*-Arten hat das Köpfchen verschiedenste Formen. Ähnlich wie bei *Corallocarpus* ist auch die Behaarung bei *Kedrostis*-Arten, nur daß hier auch Köpfchenhaare auftreten, deren Köpfchen aus zwei stark vorgewölbten Zellen besteht. Die *Coccinia*-Arten besitzen alle langgestielte Köpfchenhaare, deren Köpfchen durch Quer- und Längswände in kleine Zellen zerteilt mehr breit als gestreckt erscheint. Es kommen hier, wie bei den meisten anderen Gattungen, auch einfachere Haarformen vor; Papillenhaare kommen nicht mehr vor. Die Trichome der Gattungen *Cucurbita*, *Adenopus* und *Sphaerosicyos* sind ähnlich denen der *Coccinia*-Arten: kleine Köpfchen, durch Quer- und Längswände geteilt, niemals verzweigt. Gegen die Corollspitzen werden die Trichome meist köpfchenlos mit verschieden gestalteter Endzelle. An der Corollbasis sehen wir bei *A. breviflorus* noch dicke, aus in der Mitte angeschwollenen Zellen bestehende Haare mit undeutlich abgesetzten Köpfchen. Die Arten von *Peponium* besitzen in der Kelchröhre charakteristische lange Köpfchenhaare, die während der Anthese flüssiges Sekret ausscheiden; ihr langgestieltes Köpfchen besteht aus einer Anzahl übereinanderliegender, flacher Zellen, während die Stielzellen langgestreckt sind. An der Basis der Corollenaußenseite sind außerdem kürzere Haare mit abgerundeter Endzelle. Selten kommen verzweigte Haare vor. Übereinstimmung mit *Peponium* zeigen die Trichome von *Lagenaria vulgaris*. Das Köpfchen besteht stets nur aus einer kleinen Anzahl von Zellen und ist gegen die Stielzellen weniger scharf abgegrenzt. Letztere besitzen oft unregelmäßige Anschwellungen. Die Corollenoberseite besitzt meist köpfchenlose Haare. Bei *Luffa cylindrica* haben wir kurze und lange Haare, die aus kurzen, in der Mitte stark vorgewölbten Zellen bestehen. Diese gehen über in längere Haare mit einem kleinen Köpfchen. Bei *Trochomeria longipetala* sind am Kelchgrunde lange, meist gewundene Haare aus einer Reihe glattwandiger Zellen bestehend, mit oft zugespitzer Endzelle. An den Corollzipfeln finden sich vereinzelt Köpfchenhaare, deren Köpfchen aus zwei vielzelligen Etagen besteht; ferner kommen auf der Corolle zerstreut unregelmäßig gestaltete Trichome vor. Die Trichome von *Bryonopsis laciniosa* sind am Nektareingang sehr kleinzellig mit rundlicher Endzelle; weiter hinauf zu (Corolleninnenseite) sind sie manchmal durch vereinzelte Längswände gegliedert. Die Basis der Haare am Corollzipfelnde ist

durch zahlreiche Längswände gegliedert. Bei *Blastania* befinden sich auf der Corolleninnenseite Köpfchenhaare mit ziemlich großem Köpfchen, das durch eine Quer- und eine oder mehrere Längswände gegliedert ist. *Momordica* und *Raphanistrocarpus* zeigen bezüglich der Behaarung ihrer Blüten vielfache Übereinstimmung. Bei allen von ZIMMERMANN untersuchten *Momordica*-Arten (außer *M. charantia*) befinden sich am Corollengrunde mehrzellige kolbenförmige Haare, die bei der Anthese ein flüssiges Sekret ausscheiden und meist ein vielzelliges Köpfchen besitzen. Ferner kommen hier einzellreihige unverzweigte Haare mit zylindrischen, auch eingeschnürtten Zellen vor. Bemerkenswert sind bei anderen Arten dieser Gattung Haargebilde, die ganz bedeutende Dimensionen erreichen und den Zugang zum Blüteninnern bzw. hier zum Nektarium stark einengen. Diese bestehen aus zwei außerordentlich großen, länglichen oder fast kugeligen Zellen, von denen die untere Zelle eine Länge von etwa $\frac{2}{3}$ mm erreichen kann und einem kleinzelligen Köpfchen. Außer diesen großzelligen, plumpen Trichomen kommen dann noch lange, schlanke, einzellreihige Haare, kürzere, nur durch Querwände gegliederte Haare, zuweilen verzweigte Trichome und endlich Explosionshaare vor. Am oberen Teile befinden sich bei *M. umbellata* eigenartige, sehr große Haarzotten, deren Zellen etagenartig angeordnet sind und die den Nektarialzugang verengen. Ferner finden wir noch kegelförmige kleinere Haarzotten mit breiter Basis; einzellreihige Haare; verzweigte Trichome, die Zellenmitten geschwollen oder eingeschnürt und durch Längswände ausgezeichnet; endlich fadenförmige Haarbildungen. Bemerkenswert ist das Auftreten der sezernierenden Kolbenhaare auf bestimmten, je nach der Art und dem Geschlecht der Blüten verschiedenen gestalteten Flecken. Bei *Raphanistrocarpus Boivini* befinden sich bei den männlichen wie auch weiblichen Blüten sezernierende Haare, die hier kurz gestielte Köpfchenhaare darstellen, bei denen die an der Oberfläche des Köpfchens gelegenen Zellen am oberen Ende mit papillenartigen, meist etwas gebogenen Fortsätzen nach außen vorragen. Gegen die Corollspitze zu folgen dann Trichome, deren Stiel immer länger wird, mit geringerer Zahl der Längswände am Köpfchen, bis dann am Rande Haare mit verzweigtem, sehr unregelmäßig gestaltetem Köpfchen hervorgehen. Bei *Physedra chaetocarpa* ist der Zugang zum Nektarium verschlossen durch lange Haare, das Köpfchen wenigzellig, nicht scharf abgesetzt. Auf der Corolleninnenseite befinden sich kurzgestielte Haare mit einem langen vielzelligen, vorne abgestutzten Köpfchen, dessen nach außen gekehrte Zellen im oberen Teile etwas papillenartig vorragen. Gegen den Corollenrand hin ist das Köpfchen dieser Haare mehr oder weniger unregelmäßig gestaltet. Bei *Telfairia pedata* sind an der Staubfadenbasis kurz gestielte Kolbenhaare, deren oberer Teil in zahlreiche Zellen gegliedert ist; an der Corollenbasis sind ähnliche Haare mit längerem Stiel. Haarzotten ver-

schiedenster Größe und Gestalt finden wir auf der Corollenoberseite. Außerdem kommen bei dieser Gattung nebst anderen noch langgestielte Köpfchenhaare mit kleinzeligem Köpfchen vor. Bei *Sechium edule* stehen an der Außenseite der Nektarienausmündung dicke wenigzellige Haare, die nach oben hin kleiner werden und deren unterste Zelle oft durch Quer- und Längswände gegliedert ist. Abweichend von den bisherigen Blütentrichomen sind die Köpfchenhaare bei *Gerrardanthus grandiflorus* auf der Corollenoberseite, die von den umgebenden Epidermiszellen derartig überragt werden, daß sie in tiefe Einsenkungen zu stehen kommen. Sie bestehen aus einer Stielzelle und einem vierzelligen nur durch Längswände gegliederten Köpfchen.

Sehr bemerkenswert sind die an den Antheren der Cucurbitaceen vorkommenden Trichombildungen. Diese bereits früher beobachteten Haare (HALSTEDT, RISS) hat nun ZIMMERMANN, der ihnen im Anschluß an die Auffassung HALSTEDTS über ihre Funktion den Namen „Klebstoffhaare“ beilegte, bei den meisten von ihm untersuchten Gattungen angetroffen. Der Grundform nach besteht große Übereinstimmung bei allen Haaren, immerhin ist aber auch hier einerseits Gleichheit bei allen Klebstoffhaaren der gleichen Gattung, anderseits der Hinweis auf verwandte Beziehungen verschiedener Gattungen anzutreffen. Die Klebstoffhaare bestehen aus einer sehr großen, zylindrischen oder flaschenförmigen bis kugeligen Zelle, der eigentlichen Haarzelle, der Basalzelle, die verschiedenste Formen aufweist, und aus dem der Basalzelle aufsitzenden Teil des Haares, dem apikalen Teil, der aus einer bis mehreren kleinen Zellen bestehen kann. Dieser apikale Teil bricht bei Druck sehr leicht ab, wodurch in der Basalzelle eine Öffnung erzeugt wird, durch die der Inhalt unter starker Schrumpfung der Membran nach außen gepreßt wird. Was die Biologie der Klebstoffhaare betrifft, so ist nach der Ansicht HALSTEDTS und nach den Untersuchungen ZIMMERMANNS am wahrscheinlichsten, daß die Verletzung durch Insekten bewirkt und das ausgeschiedene Sekret zum Klebrigmachen der Pollenkörner und Insektenleiber verwendet wird.

Wir haben also gesehen, daß die Blütentrichome der Cucurbitaceen sehr gut zur Aufstellung eines natürlichen Systemes innerhalb der Familie verwendet werden können. Dies ist bei den Campanulaceen nach unseren Untersuchungen nicht der Fall. Der einheitliche Aufbau schließt bei diesen eine Verwertung zur Abgrenzung von Gruppen innerhalb der Familie aus. Ferner ist der Bauplan der Trichome der reproduktiven Organe im Vergleich zu den Trichomen der vegetativen Organe fast gar nicht geändert.

Im allgemeinen können wir bekanntlich zwei große Gruppen in der Mannigfaltigkeit der Trichome unterscheiden: Deckhaare und Drüsenhaare, die sich durch Fehlen bzw. Vorkommen von Sekretion unterscheiden. Wir haben nun gesehen, daß bei Campanulaceen (und auch

Lobeliaceen) nur Deckhaare, nirgends aber Drüsenhaare vorkommen, während ja mehrere Gattungen der Cucurbitaceen auch sezernierende Haare besitzen; ein hinsichtlich der Trichombeschaffenheit wichtiges Merkmal zur Unterscheidung beider Familien. Von Deckhaaren wurden bei den Campanulaceen nur einfache Deckhaare festgestellt, d. s. Haare, die aus einer nicht flächenartig entwickelten Zelle oder aus einer Reihe von zwei oder mehr Zellen bestehen. Aus der Literatur war bekannt, daß die vegetativen Organe der Campanulaceen (mit geringer Ausnahme) nur einzellige Deckhaare besitzen, welche kurz oder lang, dünn- bis dickwandig, weit- bis englumig sind und eine glatte, gestrichelte, körnige oder warzige Oberfläche haben. Es wurden nun immer vergleichsweise zu den Blüten auch jedesmal Teile der vegetativen Organe untersucht und dabei eine im Prinzip vollständige Übereinstimmung der Blütentrichome mit denen der übrigen Organe festgestellt. Der Haupttypus ist bei den Campanulaceen das einzellige Papillenhaar. Die Papillenhaare der vegetativen Region, oftmals auch die am Kelche, sind im allgemeinen größer und dickwandiger als die der Blütenregion, auch sind die Papillen an den Blütentrichomen meist zarter und kleiner als an den Blatt- und Stengelhaaren. Wie bereits bekannt, können wir verschiedentliche Übergänge feststellen. Entweder gehen die Papillenhaare der Vegetationsorgane ganz über in die Blütenregion, oder sie reichen nur zum Teil in die Blüte, zum Teil werden sie glattwandig; oder aber es reichen die Papillenhaare nur bis zur Blüte, in der Blüte selbst werden sie glattwandig. Oder es sind die vegetativen Organe mit Trichomen (glattwandig oder papillös) verschen, die Corolle ist unbehaart. Und schließlich der umgekehrte Fall, daß die Blüte behaart, die vegetativen Teile aber trichomlos sind. Es kommt auch vor, daß vereinzelte Papillenhaare bis in die Staubgefäß vordringen. Was die Behaarung der Staubgefäß bei den Campanulaceen betrifft, so ist der als Filamentschafel bezeichnete verbreiterte Teil des Filamentes fast immer mit einzelligen, glattwandigen Haaren bedeckt, wenn sich auch an der Corolle ansonsten nur Papillenhaare befinden. Doch stimmen sie mit dem an der Basis der Corolleninnenseite sehr oft vorkommenden einzelligen, ebenfalls glattwandigen Haaren gut überein. Die für die Cucurbitaceen so charakteristischen „Klebstoffhaare“ konnten niemals beobachtet werden. Die Antheren sind mit wenigen Ausnahmen gänzlich unbehaart. Dafür kommen stets, auch wenn die Pflanze im übrigen unbehaart ist, die typischen dreischichtigen Sammelhaare am Griffel vor. In zwei Fällen kommen noch andere Trichome im vegetativen Aufbau vor, und zwar einzellreihige, kegelförmige, lange, weitlumige und dünnwandige Deckhaare aus vier bis sieben Zellen bei *Campanumaea celebica* und zwei- bis mehrarmige, mehrzellige Deckhaare bei *Pentaphragma begoniaefolium*; die letzteren bestehen aus

einem kurzen, eine bis mehrere Zellen breiten Stiel und einzellreihigen Armen, deren Zellen kurz, etwas dickwandig und weitlumig sind, *Pentaphragma* bildet ja auch sonst eine Ausnahme. (Fehlen der Sammelhaare, Vorkommen von drei schmalen Nebenzellen bei den Spaltöffnungen usw.) Es stand mir davon kein Material zur Verfügung, doch ist es als sehr wahrscheinlich anzunehmen, daß auch hier die Trichome der vegetativen Organe in der Blüte ihre Fortsetzung finden. Jedenfalls wird die Einheitlichkeit der Trichombeschaffenheit durch diese Ausnahmen nicht gestört. Die Form der Haare ist wenig abweichend, das Ende spitz, stumpf, gebogen oder auch köpfchenförmig angeschwollen. Auch die Behaarung der Lobeliaceen besteht nur aus Deckhaaren, welche gewöhnlich einzellig oder auch einzellreihig sind und eine wenig verdickte, oftmals auch warzige Wand besitzen. Wir sehen also sowohl in der Mannigfaltigkeit der Blütentrichome der Cucurbitaceen, als auch im einfachen Aufbau der Blütentrichome der Campanulaceen jedesmal einen in sich abgeschlossenen Haartypus; beide Typen lassen sich zueinander in keinerlei Beziehung bringen.

Zusammenfassung

Wenn wir nun zusammenfassend unsere Ergebnisse für das Verwandtschaftsverhältnis zwischen Cucurbitaceen und Campanulaceen verwerten wollen, so sehen wir in der Beschaffenheit der Blütentrichome ein neues Unterscheidungsmerkmal, das zu den in der Einleitung besprochenen, bereits vorhandenen unterschiedlichen Merkmalen hinzukommt; es spricht gegen eine nähere Verwandtschaft und läßt es als gerechtfertigt erscheinen, die Familie der Cucurbitaceen vorläufig als eigene Reihe der „*Cucurbitales*“ zu belassen. Sollte einmal für alle Reihen der Sympetalen der Anschluß an die Choripetalen genügend klargelegt sein, so würden wohl die Stellen (Reihen), an denen die *Cucurbitales* einerseits und die *Synandrae* anderseits angefügt werden müßten, gänzlich verschiedene sein.

Abbildung 1 und Abbildung 2 mögen die Haartypen der Campanulaceen veranschaulichen.

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Professor R. WETTSTEIN für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die stete Förderung meinen tiefsten Dank auszusprechen.

Wien, Botanisches Institut der Universität, im März 1926.

Literatur

Alexnat W. Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sympetalen. Bot. Archiv, I., 1922.
Engler A. und Gilg E. Syllabus der Pflanzenfamilien. 9. u. 10. Aufl. 1924.
Heinricher E. Ein reduziertes Organ bei *Campanula persicifolia*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1885.

Janchen E. Die *Edraianthus*-Arten der Balkanländer. Mitteil. des naturw. Ver. Univ. Wien, 1910.

Jost L. Die Griffelhaare der *Campanula*-Blüte. Flora, Bd. 111, 1918.

Kratzer J. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. Flora, Bd. 110, 1918.

Preuß A. Serodiagnotische Untersuchungen über die Verwandtschaft innerhalb d. *Parietales*. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, XIII., 1917.

Wettstein R. Die Bedeutung der serodiagnost. Methode f. d. phylog. system. Forschung. Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre, XXXVI., 1915.

— — Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl. 1924.

Zimmermann A. Die Cucurbitaceen. Beiträge zur Anatomie, Physiologie usw., Heft 2, 1922.

Der mikrochemische Nachweis der Alkaloide in der Pflanze

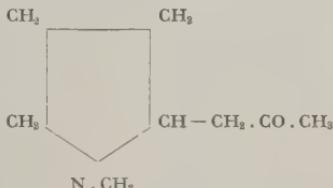
X. Der Nachweis von Hygrin

Von

Gustav Klein und Gertrud Soos (Wien)

(Mit 2 Textabbildungen)

Hygrin, das bekannte Nebenalkaloid des Cocains in *Erythroxylon coca*^{1, 2}, wurde erst durch die Ergebnisse von WILLSTÄTTER³ und K. HESS⁴ in ihrer Konstitution als Pyrrol- bzw. Pyrrolidinderivat erkannt. Es war von besonderem Interesse, diese einfache Base, die wie Coniin und Nicotin flüssig und mit Wasserdampf leicht flüchtig und dadurch isolierbar ist, bisher aber mikrochemisch nicht studiert war, aus kleinsten Mengen der Pflanze greifbar zu machen. Um einen exakten mikrochemischen Nachweis des Hygrins in der Pflanze durchführen zu können, wurden erst Reaktionen mit reiner Hygrinlösung durchgeprüft.*



Von den Reaktionen, die in der Literatur angegeben sind z. B.: Oximbildung, Pikratbildung^{5, 6} konnte mikrochemisch keine einzige verwendet werden. Es wurden also verschiedene andere Reagenzien untersucht. Die Reaktionen wurden in Lösung, teils auch in der Gaskammer⁷ durchgeführt. Von den Reagenzien, die mit der Carbonylgruppe reagieren, wurden folgende durchgeprüft:

Mit wässriger Silbernitratlösung erhält man Schwarzfärbung infolge Ausscheidung von metallischem Silber (mehr als makrochemische Reaktion zu verwenden). Phenylhydrazin, Hydroxylamin, p-Nitrophenylhydrazin gaben keine Reaktion, auch wenn man letzteres in Glycerin und Natriumazetat gelöst, verwendet. Phenylessigsäurehydrazid gab nur in Lösung beim Eintrocknen ganz durchsichtige, in Wasser leicht lösliche Kristalle, die haar- bzw. peitschenförmig waren, und zwar nur bei einer Verdünnung von 1 : 100 (bei 1 : 1000 ist die Reaktion schon undeutlich).

Semicarbazidechlorhydrat gab in der Gaskammer plattenförmige, schief-

* Für die gütige Überlassung von Hygrin sind wir Herrn Prof. KURT HESS (Berlin) sehr zu Dank verpflichtet.

winkelige, durchsichtige, in Wasser äußerst leicht lösliche Kristalle (oft zu Gruppen vereinigt), (Schmelzpunkt 177°). In Lösung erhält man beim Eintrocknen Sphärite, die aber nach einer Zeit wieder verschwinden. Beides geht nur bei starker Konzentration.

Außerdem wurden die verschiedensten Alkaloidreagenzien untersucht, die also mit der basischen Gruppe reagieren sollten. Die meisten gaben keine verwertbare Reaktion, nämlich: Goldchlorid, Platinchlorid, Natriumchlorat und Chlorsäure, Jodsäure, die verschiedenen Jodreagenzien (Jodtinktur, Jodglyzerin, Jodjodkali, Chlorzinkjod), Kaliumquecksilberjodid, Platinbromid, Kaliumbromid, Kaliumferrocyanid, Kaliumferricyanid, Kaliumrhodanid, Pikrinsäure und Pikrolonsäure.

Platinchlorid und Natriumjodid (ein Teil 10% Platinchlorid und ein Teil 5% Natriumjodid) (ohne Zusatz von Säure) geben sofort beim Zusammentreffen mit Hygrin bei einer Konzentration von 1 : 100 und 1 : 1000 eine schwarze amorphe Fällung, die sich aber weder in feuchter Kammer noch im Trockenen umlagert.

Ebenso gab Goldbromid (ein Teil 5% Goldchlorid und ein Teil 5% Natriumbromid) bei einer Verdünnung von 1 : 100 sofortige Fällung, die sich auch nach langem Stehen nicht umlagerte.

Dasselbe gilt für das Antimon-Komplexsalz, das bei einer Verdünnung von 1 : 100 und auch bei 1 : 1000 sofort eine bräunliche Fällung gibt.

Phosphormolybdän- und Phosphorwolframsäure gaben bis 1 : 1000 sofort eine amorphe Fällung; bei der letzteren lagerte sie sich, aber nicht immer und nur im Trockenen, in Nadelbüschel um, die aber nicht eindeutig als Produkt zu bestimmen sind; weder Glyzerin, noch Salzsäure, noch Ammoniak förderten die Umlagerung. Versuche in der Gaskammer gaben dieselben Resultate.

Nimmt man an Stelle der wässrigen Hygrinlösung alkoholische, so bekommt man auch sofort die amorphe Fällung, die sich aber im Feuchten wie im Trockenen zu zahlreichen Tetraëdern und Verwachsungsformen umlagert. Die Reaktion gelingt bis zu einer Verdünnung von 1 : 1000, wo die Kristalle schon sehr undeutlich sind. Da die Phosphorwolframsäure ähnliche Kristallformen geben kann, ist auch diese Reaktion zum Nachweis nicht zu verwenden.

Die schönsten Reaktionen gaben Chloranil, Kaliumwismutjodid, Reineckesalz und Dinitro- α -Naphthol, von denen das letzte die empfindlichste Reaktion gab.

Mit Chloranil in 5% benzoliger Lösung bekommt man, nur wenn man mit benzoliger Hygrinlösung arbeitet, im Trockenen große, tiefgrüne Kristalle, und zwar unregelmäßige Sechsecke, Rechtecke und Rhomben, die mit den Kristallen des Reagens nicht verwechselt werden können (Abb. 1). Die Reaktion ist aber nicht empfindlich, denn bei einer Verdünnung von 1 : 500 sind die Kristalle schon kleiner und bei 1 : 1000 treten überhaupt keine mehr auf. In feuchter Kammer sind auch schon bei 1 : 100 die Kristalle nicht mehr recht zu erkennen.

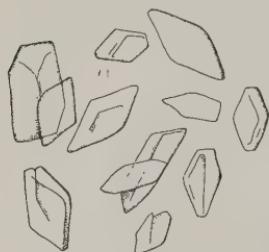


Abb. 1. Kristalle vom Hygrin-Chloranilprodukt

Kaliumwismutjodid in wässriger Lösung gibt mit der wässrigen Lösung von Hygrin sofort eine amorphe Fällung; nach längerem Stehen in feuchter Kammer lagern sie sich zum Teil in eine kleinere oder größere Zahl hochroter, sechseckiger Kristalle neben \pm verzerrten Formen um. Diese Reaktion geht bis zur Verdünnung 1 : 10.000, wo nur mehr sehr wenige solcher Kristalle zu finden sind.

Reineckesalz: Mit diesem wurden die verschiedensten Möglichkeiten durchgeprüft, mit und ohne Salzsäure, in der Wärme und in der Kälte usw. Bei einer Verdünnung von 1 : 100 und auch 1 : 1000 tritt unter allen Bedingungen eine Fällung auf, die unter den verschiedenen Bedingungen verschieden typische Kristalle zeigt. Am eindeutigsten und besten ist die Reaktion, wenn man die Hygrinlösung mit einem Tropfen 10% Essigsäure ansäuert und dann die etwas erwärmte (höchstens auf 60°), kalt gesättigte Reineckesalzlösung dazugibt. Auf diese Weise erhält man in der feuchten Kammer eine große Zahl von größeren oder kleineren stern- oder schwalbenschwanzförmigen Kristallen. Am schönsten sind die Kristalle bei einer Verdünnung von 1 : 1000 bis 1 : 4000; bei einer Konzentration von 1 : 5000 tritt keine Reaktion mehr auf.

Die Reaktion mit Essigsäure in feuchter Kammer ist deswegen eindeutig, weil die durch Essigsäure frei gewordene Reineckesäure in Essigsäure löslich ist und weil das Reagens auf keinen Fall im dunstgesättigten Raum ausfällt.

Am empfindlichsten ist die Reaktion mit Dinitro- α -Naphthol⁸. Die Versuche wurden teils mit wässriger, teils mit alkoholischer Lösung von Hygrin gemacht.

1. Gibt man einen Tropfen von wässriger Hygrinlösung auf festes Dinitro- α -Naphthol, so entstehen sofort im feuchten Raum wie im Trockenen Einzelkristalle, und zwar Prismen (sechseckig, rechteckig oder rhombisch) meist mit einspringenden Ecken. Im Trockenen sind die Kristalle infolge der rascheren Verdunstung oft zu Rosetten oder anderen Gruppen vereinigt. Die Reaktion geht bis zu einer Verdünnung von 1 : 10.000. Auch in bezug auf die Farbe unterscheiden sich die Kristalle des Produktes von denen des Reagens; sie sind nämlich tief orangegelb, während das Dinitro- α -Naphthol hellgrünlichgelb ist. Wässrige Hygrinlösung gibt mit einer kaltgesättigten alkoholischen Lösung von Dinitro- α -Naphthol auch zum Teil die typischen sechseckigen und rhombischen Einzelkristalle (mit einspringenden Ecken), die oft zu komplexen Rosetten vereinigt sind. Außerdem kristallisierten besonders am Rand und außerhalb des Deckglases in den meisten Fällen kleinere und größere palmwedelförmige Kristalle aus, bei denen man manchmal ganz deutlich die Zusammensetzung aus den Einzelkristallen sieht. Der Schmelzpunkt lag im Mikroschmelzpunktsapparat von KLEIN⁷ bei 137° (Abb. 2).

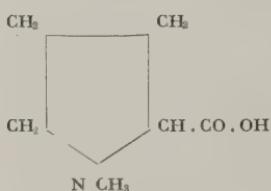
2. Versuche mit alkoholischer Hygrinlösung: sowohl mit festem als

auch mit alkoholischem Dinitro- α -Naphthol erhält man im trockenen Raum und in der feuchten Kammer Einzelkristalle (einspringende Ecken!),



Abb. 2. Die typischen Kristallformen vom Hygrin-Dinitro- α -Naphtholat

Es wurde nun noch versucht, die reine Substanz mit einem Chromsäuregemisch zu Hygrinsäure zu oxydieren und diese dann nachzuweisen.



Es wurde in folgender Weise verfahren: Im Mikrorückflußkühler⁷ wurden 3 ccm 1% Hygrinlösung mit 2 bis 3 ccm Chrom-Schwefelsäure (5 ccm Schwefelsäure und 5 g Kaliumbichromat) längere Zeit gekocht. Dann wurde die überschüssige Chromsäure mit Bariumazetat gefällt und die Hygrinsäure am Sublimationsring sublimiert. Es kristallisierten am

Deckglas feinste, kaum sichtbare Nadelchen aus, für die aber eine weitere Reaktion nicht ausgebaut werden konnte.

Nachweis in der Pflanze

Nachdem so die Versuche mit reiner Substanz erledigt waren, konnte zum Nachweis des Hygrins im pflanzlichen Gewebe geschritten werden. Das Cocain, zu dessen Nebenalkaloiden das Hygrin gehört, wurde nur in den *Erythroxylon*-Arten gefunden¹⁰: aus diesem Grunde wurden auch jetzt nur *Erythroxylon coca* und *Erythroxylon australe* untersucht.

Auf dreifache Weise konnte das Hygrin in der Pflanze nachgewiesen werden:

1. Durch direkte Reaktion im Gewebe, 2. im Destillat, 3. im Extrakt. Die einfachste, aber nicht empfindlichste Methode ist die erste.

Palmwedel, Rosetten, Kristallfächer und darunter auch regelmäßige Sterne, besonders im feuchten Raum. Am Rand sind die Kristalle viel größer und oft verzerrt und auch die Palmwedel findet man meist am Rand des Deckgläschens. Im Trockenen, besonders aber in der feuchten Kammer geht die Reaktion bis zu einer Verdünnung von 1 : 20.000; dann sind die Kristalle wohl schon spärlich.

Das Dinitro- α -Naphthol gibt also die empfindlichste Reaktion; Erfassungsgrenze des Hygrins ist 5 γ.

Blattstücke oder besser Blattschnitte werden mit dem Reagens in feuchter Kammer oder im Trockenen längere Zeit stehen gelassen; (wird das Reagens in alkoholischer Lösung verwendet, geht das Lösungsmittel zu rasch weg und so erhält man nur in feuchter Kammer die Kristalle des Produktes, da es im Trockenen gar nicht zur Reaktion kommt).

Blattschnitte von *Erythroxylon coca* gaben nun mit Dinitro- α -Naphthol (entweder in gesättigter alkoholischer Lösung oder mit festem Reagens und Alkohol) in feuchter Kammer schöne Kristalle von Hygrinnaphtholat, besonders außerhalb oder am Rande des Deckglases, und zwar Einzelkristalle, Prismen mit den stark lichtbrechenden Kanten und die charakteristischen Rosetten.

Von den Reaktionen, die mit der reinen Substanz gelangen, konnte nur die empfindlichste, die mit Dinitro- α -Naphthol auf die Pflanze angewendet werden. Alle anderen Reaktionen sind zu wenig empfindlich oder wurden gestört.

Die beste und sicherste Methode ist der Nachweis des Hygrins im Destillat. Gut zerkleinerte (zerriebene) Pflanzenteile werden mit wenig Wasser und einigen Tropfen einer konzentrierten Lösung von Kalziumhydroxyd im Mikrodestillationsapparat⁷ über dem Ölbad destilliert. Die Resultate waren bei Hinzugabe von Kalziumhydroxyd besser, da es das an Säuren gebundene Hygrin freimacht. In einem Tropfen des Destillates ließ sich dann das Hygrin eindeutig mit Dinitro- α -Naphthol nachweisen - man erhält die typischen, prismenförmigen Einzelkristalle, daneben Sterne, Rosetten und Palmwedel.

Schließlich wurde auch noch versucht, das Hygrin im Extrakt nachzuweisen, und zwar wurden einerseits Wasser oder Wasser + etwas Kalziumhydroxyd, anderseits Chloroform + wenig Ammoniak oder Alkohol als Extraktionsmittel verwendet. Extrahiert wurde teils bei gewöhnlicher Temperatur, teils im Mikroextraktionsapparat nach KLEIN⁷ ungefähr eine Stunde bei Siedetemperatur. (Letzteres gilt für den Chloroformextrakt.) Das Filtrat wurde dann wieder mit dem Reagens versetzt. Hier waren die Resultate ganz merkwürdig. Weder im wässrigen noch im alkoholischen, noch im Chloroform-Ammoniak-Extrakt von getrockneten Blättern konnte das Hygrin mit Dinitro- α -Naphthol nachgewiesen werden. Der Extrakt wurde dann destilliert; das Destillat gab mit Dinitro- α -Naphthol die typischen Hygrinkristalle, wohl in etwas geringerer Zahl als das Destillat der Pflanzenteile selbst. (Es war also nur ein Teil des Hygrins nachweisbar.) Auf diese Weise konnte festgestellt werden, daß das Hygrin wohl extrahiert wurde, es war aber entweder abgebunden (Säuren kommen im alkalischen Extrakt wohl kaum in Betracht) oder es mußte etwas im Extrakt auf die Reaktion mit Dinitro- α -Naphthol hemmend eingewirkt haben. Interessanterweise war das

Hygrin im wässerigen Extrakt von frischen Blättern direkt nachzuweisen, wenn auch die Menge der Hygrinkristalle im Destillat des Extraktes noch größer war als im Extrakt selbst.

Mit Hilfe dieser drei Methoden wurde nun die Lokalisation des Hygrins in der Pflanze ermittelt:

Ein frischer Zweig von *Erythroxylon coca* (Schönbrunn) zeigte folgendes Ergebnis:

1. Großes, älteres Blatt.	
a) Im Gewebe	++
b) Im Destillat	+++
c) Im wässerigen Extrakt und Destillat dasselben	++
2. Junges, kleines Blatt.	
a) Im Destillat	++
b) Im Extrakt und Destillat desselben	++
3. Blattknospen.	
Im Destillat	++
4. Blüten.	
Im Gewebe	0 (viel Ammoniak!)
5. Kork und Rinde.	
Im Destillat	+++
6. Holz und Mark.	
Im Destillat	sehr wenig
7. Schnitt durch den Stamm	0

Es wurde also in Blatt und Rinde ziemlich viel Hygrin gefunden, und zwar im Blatt in mit dem Alter zunehmender Menge. In der Blüte dagegen konnte kein Hygrin nachgewiesen werden (wohl wurde hier die Reaktion nur im Gewebe durchgeführt — aus Mangel an Material) und ebenso fand sich auch im Mark und Holz das Hygrin nur in geringen Mengen. Das Ergebnis ist um so interessanter, als das Cocain, mit dem das Hygrin zusammen in der Pflanze vorkommt, hauptsächlich im Blatt und in den Blütenknospen gefunden wurde, dagegen nur wenig in der Rinde; es liegt also in anderer Verteilung vor.

Getrocknete Blätter von *Erythroxylon coca* verhielten sich ganz ähnlich wie die frischen; das Ergebnis war folgendes:

a) Im Gewebe	++
b) Im Destillat	+++
c) Im wässerigen Extrakt	0
Im Destillat desselben	++
d) Im alkoholischen Extrakt	0
e) Im Chloroform-Ammoniak-Extrakt	0
Im Destillat derselben	+++

In getrockneten Blättern wurde nach Möglichkeit auch die quantitative Bestimmung vorgenommen. Es wurden nacheinander 0,5 g, 0,1 g, 0,05 g, 0,02 g, 0,01 g und 0,005 g Trockensubstanz mit 1 ccm Wasser und etwas Kalziumhydroxyd destilliert. Zwei Tropfen des Destillates wurden dann mit einem Tropfen Dinitro- α -Naphthol versetzt. Das Destillat von 0,01 g Trockensubstanz gab noch schöne Reaktionen, während im Destillat von 0,005 g Trockensubstanz nur mehr 1 bis 2 Kristalle auskristallisierten; es ist dies also die kleinste Menge Trockensubstanz, in der das Hygrin nachzuweisen ist. Die Erfassungsgrenze für Hygrin mit Dinitro- α -Naphthol ist 5 γ ; in 0,005 g Trockensubstanz sind also 5 γ Hygrin enthalten, das ist 1% der Trockensubstanz.

Getrocknete Rinde von *Erythroxylon australe*.

Im Destillat +++

Die quantitative Bestimmung wurde nach Möglichkeit wie oben gemacht: 0,01 g Trockensubstanz ist die kleinste Menge, in der Hygrin nachgewiesen werden konnte; das entspricht also 0,5% der Trockensubstanz Hygrin.

Im Anschluß an die Bestimmungstabelle für aliphatische Amine (KLEIN und STEINER) seien folgende Eigenschaften unseres Produktes angeführt: Form: Prismen, monoklin; Farbe: orangegelb; Endigung: stumpf; Dichroismus: hellgelb bis braungelb; Auslöschung: parallel zur Endfläche; Interferenz: lebhaft, mittlerer Ordnung; Varia: palmwedelförmige Aggregate und Drusen.

Zusammenfassung

Es wurde eine eindeutige Methode ausgearbeitet, um das Hygrin in der Pflanze zu fassen. Der sicherste Nachweis läßt sich durch Destillation mit Kalziumhydroxyd und Nachweis im Destillat mit Dinitro- α -Naphthol erbringen. Daneben kann man auch noch die Extraktion und die direkte Reaktion im Gewebe verwenden.

Literaturverzeichnis

- ¹ Winterstein-Trier. Alkaloide, S. 241ff. Berlin, 1927.
- ² Tschirch A. Handbuch der Pharmakognosie, III., S. 309ff. und S. 321.
- ³ Willstätter R. Ber. d. D. chem. Ges., **33**, 1160 (1900). — Willstätter R. und Ettlinger Fr. Ebenda, **35**, 620 (1902).
- ⁴ Hess K. Ebenda, **46**, 3113 und 4104. 1913.
- ⁵ Rosenthaler L. Nachweis organischer Verbindungen, S. 742 und 743. 1914.
- ⁶ Abderhalden E. Biochem. Handlexikon, **5**, 44ff. 1911.
- ⁷ Klein G. Methoden der Mikrochemie in „Methoden der Biologie“ (Berlin, Springer 1928), S. 1028.
- ⁸ Klein G. und Steiner M. Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen. I. Ammoniak und flüchtige Amine. PRINGSHEIMS Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., **68**, 602 bis 710. 1928.
- ⁹ Liebermann C. und Cybulsky G. Ber. d. D. chem. Ges., **29**, 2051. 1896.
- ¹⁰ Klein G. und Sonnleithner H. Der mikrochemische Nachweis des Cocains in der Pflanze. Österr. bot. Zeitschr., **76**, 263. 1927.

Über einige bemerkenswerte Artemisien

Von

Anton Heimerl (Wien)

1. Das Zusammenvorkommen von *Artemisia laxa* und *A. glacialis* im westlichen Alpenzuge (Ostgrenze der letzteren: Wallis, Ritterpaß im Binnental) hat einige Male zu Angaben über Bastarde dieser gewiß nahe verwandten Arten¹ geführt. Die erste, 1900 von F. O. WOLF² herrührende, stellte sich als irrig heraus, da die (von ihm als \times *A. Seileri*) ausgegebenen Stücke zur bekannten, häufigen Form *intermedia* GAUD. von *A. glacialis* gehören³. Mehr Wahrscheinlichkeit haben die betreffenden Angaben in VACCARIS (unten zitiertem) Werk, S. 379 bis 380, für sich, doch sind alle im reichhaltigen Herbare WILCZEK enthaltenen und von VACCARI handschriftlich als Hybride gedeuteten Stücke keine solchen, da die nach meiner Erfahrung allein beweiskräftige Analyse der Köpfchen keinen Zweifel über die Zugehörigkeit zu einer der beiden Arten ließ; Angaben über den floralen Bau fehlen übrigens dem Werke dieses Forschers. Auch die Durchsicht des Herbars der Universität Lausanne und unserer großen Wiener Sammlungen lieferte kein sicheres Stück der offenbar äußerst seltenen Hybride⁴, die ich erst in letzter Zeit in einer Aufsammlung von PALÉZIEUX (Wallis, Col de fenêtres de Bagnes, rochers et éboulis, 1. Aug. 1910) antraf; der Entdecker hielt, wie er mir mitteilte, das einzige, mit den Stammarten vorgekommene Stück, bereits an Ort und Stelle für diese Bastardform. Die Pflanze ist *A. laxa* recht ähnlich, hat neun, bei 10 cm hohe Blütenstengel mit (meist) gedrungenen, mäßig reichköpfigen, bis 12 mm langen und 11 mm breiten Ständen von 4 mm hohen und fast ebenso breiten Kapitulis. Die folgende Tabelle erläutert die intermediäre Stellung des Fundes zwischen den Stammarten, wobei die Kennzeichnung

¹ Eine Vereinigung beider mit *A. nitida* BERTOL. in eine Gesamtart, wie bei FIORI in der Flora analitica d'Italia, II (1927), S. 633, ist als unnatürlich zu bezeichnen.

² Verhandl. d. Schweizer naturf. Gesellsch., 75. Session, S. 246.

³ Vgl. hiezu VACCARI, Catalogue raisonné des Plantes vasculaires de la Vallée d'Aoste, S. 380 (1911). — *A. Seileri* wird auch von PETITMANGIN für den Monte Viso im Bullet. soc. des sciences de Nancy, 1906, S. 13 (des S.-Abdruckes) angeführt.

⁴ Ich stehe hier in bewußtem Gegensatze zu den Angaben von GAMS in Hegi Illustr. Flora von Mitteleuropa, VI/2, S. 672.

von *A. laxa* auf der Untersuchung von Stücken aus dem ganzen alpinen Verbreitungsgebiete beruht.

<i>Artemisia glacialis</i>	<i>Artemisia glacialis</i> \times <i>laxa</i>	<i>Artemisia laxa</i>
Rezeptakel dicht behaart.	R. reichlich behaart.	R. selten kahl, öfter nur mit vereinzelten Börstchen, häufig aber auch dichter behaart.
Köpfchen mit 23 bis 57 Bt., ♀ mehr als doppelt bis über viermal so viele als ♀.	K. mit 16 bis 20 Bt., davon 6 bis 8 ♀ und 10 bis 12 ♀.	K. mit 8 bis 20 Bt. (größere Zahlen nur bei Verschmelzung von 2 Köpfchen zu einem); ♀ Bt. meist in einer die ♀ übertreffenden, selten in diesen fast gleichkommender Zahl.
Korollen aller Bt. kahl (äußerst selten ein Zipfel mit 1 Härrchen).	K. der ♀ Bt. kahl oder vereinzelt mit 1 Haare, dagegen die Zipfel der ♀ Bt. am Rücken haartragend.	K. besonders der ♀ Bt. auf dem Rücken (aller oder einiger) Zipfel reichlich bis spärlich behaart.
Pollen wohl entwickelt.	P. (auch in jüngeren Bt.) fehlend.	P. wohl entwickelt.
Ovare drüsenlos, ganz kahl; die Oberhaut führt \pm reichlich Längsreihen abwechselnder, querbreiter, schmaler Zellen ⁵ , deren Wände im Wasser \pm aufquellen oder bis zu Schleim zerfließen.	O. mit wenigen, unregelmäßig zerstreuten Drüsen, kahl oder vereinzelt haartragend; kürzere bis längere Längsreihen abwechselnder Zellen nicht selten, Quellung nicht beobachtet.	O. auf der ganzen Fläche reichlich drüsig, besonders obenhin aufrecht abstehende Härrchen \pm häufig aufweisend, seltener neben behaarten Ovaren auch einzelne kahle, noch seltener die kahlen überwiegend. Die Oberhaut mit \pm zerstreuten, kurzen Reihen weniger, schmaler und fast nie Quellung zeigender Zellen.

⁵ Vgl. T. F. HANAUZEK in Österr. botan. Zeitschr., LX (1910), S. 18ff., Taf. IV, Fig. 7 A bis E; die Figur gibt hievon eine gute Vorstellung.

2. Außerhalb des Alpenzuges findet sich *A. laxa* in den Alpi Apuane und in den Pyrenäen. Stücke aus dem erstgenannten Gebiete, die PAMPANINI (vom Monte Rondinaio und von den Alpen von Barga) übermittelte, zeigen keine Abweichung. Anders verhält es sich mit Exemplaren aus den Pyrenäen. Die prachtvollen Exemplare, die RONNIGER jüngsthin auf dem Gipfel des Canigou (2785 m) sammelte und von SENNEN aus dem Vallée (und vom Pic) d'Eyne eingesendete⁶, weichen durch sehr geringe bis fehlende (oder auf mikroskopische Härchen beschränkte) Ovar- und Fruchtbehaarung ab. Offenbar liegt hier die fast verschollene, von MIÈGEVILLE beschriebene *A. oligantha*⁷ vor, die der Autor selbst als kahlfruchtige, pyrenäische Vertreterin von *A. laxa* aufführt. Von einer Artabtrennung kann wohl keine Rede sein, da in den Pyrenäen auch behaartfruchtige Stücke vorkommen (Pyrénées de Catalogne, rochers à Nuria, um 2050 m, leg. SENNEN) und im Alpenzuge solche mit ± verkahlteten Ovaren (recht ausgesprochen bei Exemplaren der Schönleiten bei Kals, leg. FLEISCHMANN), wenn auch selten, anzutreffen sind.

3. Von Deformationen der Köpfchen⁸, die zu Täuschungen Veranlassung geben können, kamen mir in den letzten Jahren wieder einige unter. So wurde eine *A. gallica* var. *tenuiloba* f. *heterocephala* SENNEN et PAU von SENNEN aus Aragonien (Nr. 858, Terruel, talus) ausgegeben, bei der neben vielen kleineren, noch geschlossenen, normalen Köpfchen zerstreute, fast kirschkerngroße, deformierte auftreten, die aus vielen, nach innen zu kleineren Blattgebilden bestehen, zwischen denen sich eine Menge von Eriophyiden in allen Stadien der Ausbildung befindet; die Blütenentwicklung fehlt. — Eine merkwürdige Deformation der Köpfchen von *A. laxa* sammelte PALÉZIEUX am Gornergrat bei Zermatt; sie erinnert durch die Köpfchenanordnung an *A. genipi* und wurde (mit Zweifel) als Hybride dieser Arten angesprochen. Die schwachen, gegen 9 cm hohen Stengel gehen in eine schmale, ziemlich reich- und kleinköpfige Ährentraube über; das dichtbehaarte Rezeptakulum ist in einen dünnhäutigen, 2 mm langen, fast kegeligen Körper umgewandelt, in dem wieder ein ähnlich gestaltetes, häutiges Gebilde steckt, dessen Höhlung ganz durch die 1,5 mm lange Larve eines Insektes eingenommen wird. Auch das Herbar WILCZEK enthält ebenso gedeutete, aber ganz *A. laxa* gleichende Stücke (Val de Dix, Héremance, Plain de Lappey, 2270 m, leg. WILCZEK), deren Scheibenblüten mit den blasig aufgetriebenen Ovaren zusammenhängen und deren Korollen unentfaltet bleiben.

4. Zu meinem Aufsatze über die im Alpengarten der Universität Lausanne (Pont de Nant, Alpen von Bex) kultivierte Hybride: *A. absin-*

⁶ Aus den Hautes Pyrénées war nur 1 Exemplar (Bases de Néouville) zu erlangen.

⁷ Bullet. de la soc. botan. de France, XVIII (1871), S. 368.

⁸ Vgl. meinen Aufsatz in Österr. botan. Zeitschr., LXXIII (1924), S. 217.

*thium × laxa*⁹ bringt das Folgende Ergänzungen. Die Pflanze ist, nach WILCZEKS Mitteilungen, vollkommen steril und hat den stark bitteren Blattgeschmack von *A. absinthium*. Ich habe die seidige Blattbekleidung nachgeprüft und auch hierin eine Zwischenstellung zwischen den relativ kürzeren und breiteren Endzellen der Zweispitzenhaare von *A. absinthium* und den schmäleren, mehr verlängerten von *A. laxa* gefunden. — Das in meiner Arbeit erwähnte, vom Großen St. Bernhard angegebene zweite Exemplar der Hybride erhielt ich in der Zwischenzeit zur Einsicht und kann die Richtigkeit von dessen Deutung als Hybride der Kombination *A. absinthium × laxa* bestätigen¹⁰. Diese von PALÉZIEUX und FARQUET als *A. Carroniana* aufgeführte Pflanze¹¹ gleicht äußerlich in Bekleidung, Beblätterung und Köpfchenbildung ganz der von mir a. a. O. eingehend behandelten Pflanze, doch sind die Blüten pollenlos, die Ovare aller Blüten auf der ganzen Fläche mit längeren, aufrechten Haaren dicht bekleidet, reichlich drüsenträg und ihre Oberfläche weist nur kurze Vereinigungen abweichender, nicht quellender Zellen auf. Es liegt also trotz äußerer Ähnlichkeit deutliche Verschiedenheit in der floralen Ausbildung von meiner *A. Wilczekiana* vor.

Den Herren Professoren PAMPANINI, SENNEN und WILCZEK sowie Herrn Dr. P. DE PALÉZIEUX und Regierungsrat RONNIGER bin ich für die durch Überlassung von Pflanzenmaterial gewährte Beihilfe zu größtem Dank verpflichtet.

⁹ A. a. o., S. 213 bis 218, Figur auf S. 216.

¹⁰ Dasselbe trägt die Etikette: „*Artemisia absinthium × mutellina*. Les Combes au Grand St. Bernard, detritus des torrents alpins, 20 Aout 1877. Leg. CAMILLE CARRON.“

¹¹ Bulletin de la Murithienne, fascic. XL (1920), S. 71 bis 73.

Wuchsstoff und Tropismen

Sammelbericht

Von

Artur Pisek (Innsbruck)

In den letzten eineinhalb Jahrzehnten ist das Problem der gegenseitigen und direkten stofflichen Beeinflussung der Teile des Organismus zu einer aktuellen Angelegenheit auch der Pflanzenphysiologie geworden. Abgesehen von den Arbeiten HABERLANDTS und einiger seiner Schüler über Zellteilungs- und andere „Hormone“ wurde besonders eingehend und von verschiedenen Seiten die Regulation des Wachstums bestimmter Organe durch Teile derselben untersucht, vorwiegend an Keimpflanzen und im Zusammenhang mit ihren tropistischen Wachstumsbewegungen. Die diesen Gegenstand betreffende Literatur ist, soweit sie bis Anfang 1926 erschien, schon von STARK (1927) unter dem Gesichtspunkt des Reizleitungsproblems ausführlich behandelt und geordnet*. Um so leichter kann ich mich hier darüber kurz fassen und den Schwerpunkt mehr auf die jüngsten Arbeiten verlegen, die es freilich auch nur zum Teil ermöglichen, manche bisher schroff gegeneinander gestandene Befunde und Meinungen einigermaßen einander zu nähern und zu klären; zum Teil gehen die Ansichten noch in der letzten Zeit ganz auseinander.

Die Haferkoleoptile, das Hauptobjekt aller dieser Untersuchungen, krümmt sich bekanntlich im einseitigen Licht infolge verschiedenen Längenwachstums ihrer Flanken, von der Spitze allmählich gegen die Basis fortschreitend, zur Lichtquelle hin (positiv phototrop), und zwar auch dann, wenn bloß die Spitze belichtet wird (Reizleitung). BOYSEN-JENSEN (1910, 1913) zeigte nun anknüpfend an Erfahrungen von ROTHERT (1896) und FITTING (1907), daß das weiter auch der Fall ist, wenn man Versuchspflanzen ihre zuvor abgeschnittene Spitze wieder aufsetzt und nur diese belichtet; ja PAAL (1918), STARK und DRECHSEL (1922) erhielten Reaktion des Stumpfes selbst bei Einschalten von gelatinegetränkten Rohrscheibchen zwischen Spitze und Stumpf, dagegen blieb in Versuchen von PAAL bei Einschalten eines Platinblättchens die Krümmung des Stumpfes nach Spitzenbelichtung aus. Es handelt sich

* Siehe auch den Sammelbericht von K. LINSBAUER, diese Ztschr., 78, 1929, Heft 1, S. 81 bis 93.

demnach bei der Reizleitung offenbar um das Herabdiffundieren irgendwelcher, das Wachstum beeinflussender Stoffe von der Spitze zur Basis des Organs. In einem weiteren Grundversuch von PAAL wurde dekapi- tierten Dunkelkeimlingen ihre Spitze, ohne sie zu belichten, wieder auf- gesetzt, aber bis zur Mitte der Schnittfläche ein Platinscheibchen ein- gelegt, so daß auf einer Seite der Kontakt zwischen Spitze und Stumpf unterbrochen war. Die Stümpfe krümmten sich nach dieser Seite, was nur auf relativ stärkerem Wachstum der Gegenflanke, die mit der Spitze Kontakt hatte, beruhen kann. Derselbe Effekt ist auch einfach durch einseitiges Aufsetzen der abgeschnittenen Spitzen zu erreichen, wie PAAL an *Coix*, später BEYER (1925) für *Avena* zeigte. PAAL schloß daraus, daß die Spitze die Bildungsstätte wachstumsfördernder Substanzen sei und basierte darauf seine Hypothese vom Mechanismus der phototropischen Reaktion: normalerweise diffundieren aus der Koleoptil- spitze allseitig gleichmäßig wachstumsfördernde Stoffe nach der Basis. Durch die Lichtwirkung werden diese an der Lichtflanke ± zerstört oder ihr Zustrom irgendwie unterbunden, so daß die Schattenflanke einen relativen Überschuß erhält, d. h. stärker wächst als die Lichtflanke, woraus sich positive Krümmung ergibt.

Der wachstumsfördernde Einfluß der Spitze wurde bald übereinstimmend bestätigt. Der Längenzuwachs dekapipter Koleoptilen, denen die Spitze mit Gelatine wieder aufgeleimt wurde, betrug nach 5 Stunden in Versuchen von SÖDING (1923) im Mittel um 50 bis 100% mehr als der Zuwachs der Kontrollen ohne Spitzen, während Kartoffel- oder Wachsscheibchen an Stelle der Spitzen keinen Einfluß hatten. Dasselbe gilt nach CHOLODNY (1924) vom Mais. Und nicht nur die Koleoptile, sondern auch das Mesokotyl steht unter der Regulation durch die Spitze (WENT 1928, ZOLLIKOFER 1928).

Genauere Beobachtung lehrte dann weiter, daß einige Stunden nach dem Abschneiden der Spitze das zuerst verminderte Wachstum der Koleoptilen wieder ansteigt; es beruht das darauf, daß nach einiger Zeit der oberste Teil der Stümpfe die Funktion der fehlenden Spitze übernimmt, d. h. Wuchsstoff zu bilden beginnt (Regeneration einer physiologischen Spitze, SÖDING 1925, DOLK 1926). Dieselbe Korrelation wie zwischen der Koleoptile von Gramineenkeimlingen und ihrer Spitze besteht nun aber auch zwischen Hypokotyl und Plumula von Dikotylen. BEYER (1925) fügte dekapierten Hypokotylen von *Helianthus* das Plumularstück (nach Entfernung der Keimblätter) einseitig an: die Hypokotylflanke, welche mit der Plumula Kontakt hatte, wurde konvex, ganz so, wie es in PAALS Versuchen mit *Avena* und *Coix* der Fall war. Ja, neuere Wachstums- messungen von SÖDING (1926) an dekapierten Infloreszenzschäften verschiedener Dikotylen ergaben einen wachstumsfördernden Einfluß der jungen Infloreszenz über die Schnittfläche hinweg und lassen per-

analogiam das Wirken von Wuchsstoffen auch hier möglich erscheinen, wenngleich die Verhältnisse hier nicht so klar sind, wie etwa bei der Koleoptile; dafür spricht eine kleine Mitteilung von Fr. UYLDERT (1928), wonach das Wachstum des dekapierten *Bellis*-Blütenschaftes durch die Wuchsstoffe von Koleoptilespitzen in demselben Sinne beeinflußt wird, wie durch die wiederangekittete Knospe. GRADMANN (1928) berichtet über Wachstumsteigerung von Koleoptilestümpfen durch die Spitze und Stengelstücke aus der Krümmungszone von *Convolvulus sepium*. — Eine gegenteilige Ansicht über die Wirkung der Spitze hat BRAUNER (1922) einmal ausgesprochen. Er beobachtete nämlich an Koleoptilestümpfen, die mit 200 MKS einseitig belichtet waren, positiv phototrope Krümmung, wenn ihnen Dunkelspitzen aufgesetzt wurden. Da nach seinen Befunden das Licht die Permeabilität des Plasmas erhöht (1922, 1924), erklärt er die erwähnte Reaktion daraus, daß an der Lichtflanke die von der nachträglich aufgesetzten Dunkelspitze gebildeten Wuchsstoffe rascher herabdiffundieren als auf der Gegenseite; die Lichtflanke wurde nun konkav, daher müßte es sich um wachstumshemmende Stoffe handeln. Dieser Schluß ist aber nicht zwingend, denn PISEK (1926) zeigte, daß (wenigstens im Bereich der sogenannten ersten positiven phototropen Reaktion) die Permeabilitätsverhöhung nicht die von BRAUNER angenommene ausschlaggebende Rolle spielen kann, und noch deutlicher ergibt sich das aus den neuesten Untersuchungen über die tropistische Empfindlichkeit der Koleoptilespitze. Es wäre lohnend BRAUNERS Versuch bei der Bedeutung, die ihm trotzdem zukommt und von der noch unten die Rede sein wird, auf breiterer Basis zu wiederholen, zumal nach bisherigen Erfahrungen selbst intakte Koleoptilen auf so geringe Lichtmengen hin, wenn sie nicht zugleich auch auf die Spitze einwirken, höchstens ganz schwach tropistisch reagieren.

Die Untersuchungen über die phototrope Empfindlichkeit einzelner Koleoptilequerzonen von SIERP und SEYBOLDT (1926) und besonders die sehr exakte BUDERSche Methode der verkleinernden Projektion von Spaltbildern, die LANGE (1927) zu diesem Zwecke benützte und die es ermöglicht, schmalste Zonen bis $1/20$ mm herab zu belichten, ergaben eine ganz überraschend rapide Zunahme der Empfindlichkeit in der äußersten Spitze (Schwellenwertbestimmung). Dekapitierte Keimlinge erwiesen sich in Übereinstimmung damit als unempfindlich, selbst wenn ihnen nur der äußerste $1/4$ bis $1/5$ mm entfernt wurde. Mit der „Hormonhypothese“ in Zusammenhang gebracht, weist dies darauf hin, daß die Produktion von Wuchsstoffen nur in der äußersten Spitze stattfindet, d. h. nach LANGE etwa in den obersten 100 bis 200 μ , oder gar in der Epidermis oben, die schon BRAUNER wegen drüsigen Charakters auffiel. Die überragende Empfindlichkeit dieser Teile wäre mit LANGE so zu verstehen, daß das Licht die Wuchsstoffe nur an ihrer Bildungsstätte

beeinflußt; der steile, aber doch stufenweise Abfall der Empfindlichkeit gegen die Basis wäre daraus erklärbar, daß bei Belichtung tieferer Zonen von diesen um so weniger Licht nach oben in die Spitze reflektiert wird, je tiefer die betreffende Zone liegt.

STARK und DRECHSEL (1922) übertrugen Koleoptilespitzen von einem Individuum auf den Stumpf eines andern, auf andere Arten und andere Gattungen und verglichen an der phototropen Reaktion den Wirkungsgrad der Fremdspitzen. Die „phototropen Reizstoffe“ (wie die Autoren sich ausdrücken) wirkten am besten innerhalb desselben Individuums; sie wirkten auch auf fremde Individuen, Arten und Gattungen hinübergeleitet, verloren aber dabei — soweit der Prozentsatz der gekrümmten Stümpfe ein Maß dafür bietet — an Erfolg (mit Ausnahme des Hafers, dessen Spitzen offenbar zufolge ihrer hohen Empfindlichkeit die Stümpfe anderer Getreidekeimlinge „sensibilisieren“). Vom Standpunkte PAALS gesehen, demzufolge die phototrope Reaktion auf einseitiger Änderung des Wuchsstoffstromes beruht, der ständig gleichmäßig aus der Spitze basalwärts diffundiert, besagt das Ergebnis, daß die Wuchsstoffe, wenn auch eine gewisse Abstufung ihres Einflusses nach der Verwandtschaft unverkennbar ist, doch nicht spezifisch sind. Noch deutlicher spricht in diesem Sinne, daß nach CHOLODNY (1926) Koleoptilespitzen vom Mais, wenn sie in ausgebohrte und so des Zentralzylinders beraubte Hypokotylstücke von Lupinen eingefügt wurden, diese — im Vergleich zu leeren Hypokotylzylindern — zu rascherem Wachstum veranlaßten; der Zuwachs erreichte mitunter sogar den Wert intakter Kontrollen. Auch auf die schon erwähnten Mitteilungen (S. 170) von UYLDERT und von GRADMANN wäre in diesem Zusammenhange zu verweisen.

Der erste Versuch, an die chemische Struktur der hypothetischen Wuchshormone heranzukommen, stammt von Frl. SEUBERT (1925). Sie knüpfte an Angaben von STARK (1921) an über die Wirkung von Koleoptilepreßsaft auf dekapitierte Keimlinge und setzte solchen nach STARKscher Operationstechnik einseitig, neben dem vorragenden Primärblatt, Agarwürfelchen auf, die entweder frischen oder irgendwie vorbehandelten Preßsaft enthielten und verglich Prozentsatz und ungefähr Stärke der dann eintretenden, stets positiven Krümmung (=Agarflanke, konkav) in den einzelnen Versuchserien. Der Erfolg war aber in allen Fällen ziemlich gleich, die wirksamen Stoffe ließen sich weder durch Kochen oder Eindampfen, noch durch Alkohol aus dem Extrakt isolieren, und so ging SEUBERT dazu über, mit Rücksicht auf die Zusammensetzung des Extraktes den Einfluß verschiedener Salze, Säuren, Fermente usw. auf das Wachstum in der angegebenen Weise zu prüfen. Meist fielen die Krümmungen (nach 6 Stunden protokolliert!) wieder positiv aus, die untersuchten Substanzen, auch die Fermente, schienen also im allgemeinen wie Preßsaft das Wachstum zu hemmen. Hohe

Konzentrationen der Fermente (Speichel, Diastase, Pepsin) hingegen beschleunigten es ganz beträchtlich, wie auch durch Wachstumsmessungen festgestellt wurde. Besonders auffallend wirkt in diesem Sinne Speichel, und es ist sehr interessant, daß Speichel und Malzauszug, über die Schnittfläche dekapipterter Pflanzen gleichmäßig verteilt, die sonst unempfindlichen Stümpfe für einseitigen Licht- und Schwerkraftreiz sensibilisierten. SEUBERT vermutet daher, daß bei Wachstumsregulation und Tropismus diastatische Fermente oder diese beeinflussende Stoffe vielleicht eine Hauptrolle spielen. Allein ihre Versuche blieben nicht ohne Widerspruch. Frl. GORTER (1927) prüfte sie zum Teil nach und bestreitet die wachstumshemmende Wirkung der von SEUBERT untersuchten Substanzen. GORTER glaubt die positiven Krümmungen auf die Regeneration der Spitzenfunktion an der agarfreien Flanke zurückführen zu können, denn sie erhielt positive Krümmung auch bei Verwendung von reinem Agar und immer begann die Krümmung erst 3 Stunden nach der Dekapitation. Nach den Erfahrungen von DOLK (1926) setzt eben mit Ablauf dieser Zeit die Bildung der neuen physiologischen Spitze ein.* Aber auch abgesehen von diesem schwerwiegenden Einwurf, war auf dem von SEUBERT eingeschlagenen Wege zur Lösung der Frage nach den normalen Lebensvorgängen in der Koleoptile kaum näherzukommen. Die Wuchsstoffe blieben noch immer hypothetisch. Noch niemand hatte die aus der lebenden Spitze austretenden Stoffe sozusagen in die Hand bekommen, um ihre Wirkung auf das Wachstum, den Einfluß, dem sie am Licht unterliegen und ihre Konstitution zu analysieren.

Erst WENT jr. (1926, 1928a) kam auf den Kniff, sie abzufangen, indem er frisch abgeschnittene Spitzen eine Zeitlang mit der Schnittfläche auf Agar-, Gelatine- oder Kieselgallertplatten stehen ließ, so daß die Stoffe aus den Spitzen in diese Medien hineindiffundieren und sich darin gleichmäßig verteilen konnten. Die in Würfelchen zerschnittenen Gallerte wurde dann nach dem STARK-SEUBERTSchen Prinzip dekapierten Keimpflanzen einseitig aufgelegt und in einer langen Reihe von Versuchen der Krümmungserfolg genau gemessen; dabei aber mit Rücksicht auf die Komplikationen, die die Neubildung einer physiologischen Spitze an den Reaktionspflanzen verursachen konnte, die Versuchsdauer auf längstens $2\frac{1}{2}$ Stunden beschränkt. Während nun die Pflanzen nach einseitigem Auflegen der reinen Galleren sich ebensowenig krümmten wie bei Verwendung von Agar, auf dem spitzenlose Koleoptilestücke gestanden waren — das Wachstum in diesen Fällen also nicht beeinflußt wird —, ergab Agar, in dem die aus lebenden Spitzen austretenden Stoffe abgefangen waren, stets negative Krümmung (Agarflanke konvex, d. h.

* Aus einer Mitteilung von Frl. TENDELOO (1927) geht gleichfalls hervor, wie sehr man die Neubildung der Spitzenfunktion bei länger dauernden Versuchen mit dekapipterter oder abgeschnittenem Keimling bedenken muß.

stärker gewachsen als die Gegenseite). Die Spitze produziert also tatsächlich wachstumsbeschleunigende Stoffe, und zwar kommt hiefür in Übereinstimmung mit den Befunden über die phototrope Empfindlichkeit, nur die äußerste Spitze von weniger als 0,7 mm Länge in Betracht. Die Transportrichtung des Wuchsstoffes wird durch die Polarität des Organs bedingt, denn durch invers orientierte Koleoptilezylinder geht er nicht hindurch. (Das hat BEYER [1928b] jüngst bestätigt und auf die Reizleitung bei Photo- und Geotropismus ausgedehnt.) Bis zu einer gewissen Grenze („Grenzwinkel“) erwies sich das Wachstum der Menge des Wuchsstoffes proportional. WENT spricht kurzweg vom „Wuchsstoff“, da er fand, daß die Diffusion des wirksamen Anteils der Gesetzmäßigkeit einer einfachen Substanz folgt. Freilich ist ihre Menge zu gering, als daß sie chemisch-physikalisch näher zu bestimmen gewesen wäre. Nur das Molekulargewicht konnte aus dem Diffusionskoeffizienten auf 350 bis 400 ermittelt werden. Im übrigen erwies sich der Wuchsstoff als licht- und hitzebeständig (90°). Mit Hilfe des Wuchsstoffes versuchte WENT eine Analyse und Synthese des Wachstums der intakten Koleoptile zu geben. Es gelang ihm, bereits ausgewachsene Koleoptilebasen durch Auflegen von Wuchsstoff-Agar zu neuerlichem Wachsen zu veranlassen, ein Zeichen, daß sie nur aus Mangel an Wuchsstoff nicht weiterwachsen. Der Mangel kommt daher, daß der Wuchsstoff, an dessen Hinabtransport die schon von BRAUNER (1922) beobachtete Plasmastromung wesentlich beteiligt sein muß, weil sonst die Strömungsgeschwindigkeit unverständlich wäre, beim Wachsen aufgebraucht wird. Sobald die Koleoptile eine gewisse Länge überschreitet, nimmt die Menge des Wuchsstoffes daher basalwärts immer mehr ab, schließlich geraten die untersten Zonen des Keimlings überhaupt aus der Reichweite des Wuchsstoffes. Der Wuchsstoff ist der eine begrenzende Faktor des Wachstums. Aus seiner Verteilung würde erklärbar, daß das Wachstum der (nicht ganz jungen) Koleoptile, das einige Millimeter hinter der Spitze am intensivsten ist, basalwärts allmählich abklingt. Sein rascher Abfall gegen die Spitze (und der „Grenzwinkel“) dagegen soll auf einen zweiten limiting factor, nämlich das Zellstreckungsmaterial, zurückzuführen sein, das offenbar auf demselben Wege, wie der Wuchsstoff, nämlich im Parenchym hinaufwandernd gedacht wird. In der Spitze würde nun die Transportgeschwindigkeit des Zellstreckungsmaterials durch die Kleinheit ihrer Zellen stark gebremst, seine Konzentration daher rasch abnehmen, und das eben soll die rasche Abnahme des Wachstums in der Spitze bedingen. Mag auch dieser Versuch einer Synthese des Wachstums vielleicht nicht in allem überzeugen und zum Teil provisorisch sein, so hat WENT damit doch jedenfalls Wege zu weiterer Analyse gezeigt.

Besonders interessant sind die Ergebnisse, die WENT mit seiner Methode über den Einfluß des Lichtes auf die Menge und Verteilung des Wuchsstoffes

in der Spitze erhielt. Nach Belichtung der Spitze ($100 \text{ MK} \times 10 \text{ S}$) von oben ist der Wuchsstoff in der ersten halben Stunde wesentlich verringert und dieses Defizit ist von derselben Größenordnung wie die an intakten Koleoptilen bei derselben Versuchsanstellung meßbare, vorübergehende Wachstumshemmung, die zeitlich etwas später als die Wuchsstoffverminderung eintritt. Die sogenannte „Lichtwachstumsreaktion“ ist also als direkte Folge dieser Verminderung der Wuchsstoffmenge aufzufassen. Dieselbe Verminderung der Wuchsstoffmenge erfolgt auch bei einseitiger Belichtung ($100 \text{ MK} \times 10 \text{ S}$). In diesem Falle wird aber zugleich der Wuchsstoffstrom, der sonst allseitig gleichmäßig gegen die Basis verläuft, durch das Lichtgefälle in der Spitze für einige Zeit in der Weise seitlich abgelenkt, daß die Schattenflanke einen bedeutenden Überschuß davon, die Lichtflanke entsprechend weniger erhält. Wie zu erwarten, ist das Verhältnis der Wuchsstoffmenge an der Lichtflanke zu jener an der Gegenseite — so viel den hier leider allzu summarischen Daten WENTS zu entnehmen ist — sehr verschieden je nach der angewandten Lichtmenge und der seit der Belichtung verflossenen Zeit. Wie hoch die Spannung werden kann, zeigt ein Versuch ($100 \text{ MK} \times 1 \text{ S}$), bei welchem in den zweiten 75 Minuten nach der Belichtung das Verhältnis der Wuchsstoffmengen an der Lichtflanke-Schattenflanke den Wert $1,8 (\pm 0,8) : 15 (\pm 1)$ erreichte. — Schließlich versuchte WENT (1928a) den Verlauf der phototropen Krümmung aus der Wuchsstoffdifferenz der Flanken quantitativ zu erklären. Der zonenweise Vergleich der Wachstumsdifferenzen zwischen Konvex- und Konkavseite gekrümmter Pflanzen (1000 MKS) — die Differenzen wurden aus dem Krümmungsradius der einzelnen Zonen berechnet — mit der Wachstumsverteilung von Dunkelpflanzen führte ihn zur Schlußfolgerung, daß der Wuchsstoffstrom zur Gänze auf die Schattenseite umgeleitet werde. Das widerspricht nun allerdings dem Ergebnis seiner Messung der Wuchsstoffmengen; die nach einseitiger Belichtung mit 1000 MKS aus der Licht- und aus der Schattenseite der Spitze treten. Nach dieser Messung bekommt die Schattenflanke im Mittel nur etwas mehr als das Doppelte der Wuchsstoffmenge, welche der Lichtflanke verbleibt. Es ist aber möglich, daß der tatsächliche Unterschied wesentlich größer ist als der gefundene; denn zum getrennten Abfangen des aus den antagonistischen Flanken tretenden Wuchsstoffes stellt WENT die nach der Exposition abgeschnittenen Spitzen derart über zwei durch eine Glimmerlamelle getrennte Agarplättchen, daß sie mit der Lichtflanke auf dem einen, mit der Schattenflanke auf dem andern Plättchen standen. Da dabei Diffusion vom einen zum andern nicht ganz auszuschließen war, mögen die Differenzen im allgemeinen höher sein, als sie gemessen wurden. WENT findet sie ausreichend, um Größe und Verlauf der Lichtkrümmung daraus zu erklären und lehnt daher die Annahme, daß als Folge der Lichtein-

wirkung erst noch besondere „phototrope Reizstoffe“ gebildet würden — eine Ansicht, die z. B. BOYSEN-JENSEN und STARK vertraten —, ab. Leider sind gerade die den Phototropismus betreffenden Ausführungen WENTS sehr summarisch gehalten und auch nicht immer ganz klar*, aber u. a. ergibt sich daraus jedenfalls, daß eine phototrope Krümmung nur dann voll und ganz sich entwickeln kann, wenn zwischen den Gegenseiten ein Stoffverkehr möglich ist. Das hat nun jüngst BOYSEN-JENSEN (1928) in Ergänzung der Untersuchungen WENTS, der hauptsächlich mit beschränkten Lichtmengen bei kurzem Zeitfaktor arbeitete, für Dauerlicht (also zweite positiv phototrope Reaktion) bestätigt. Nach BOYSEN-JENSEN wird die phototrope Krümmung fast völlig verhindert, wenn man in die gespaltene Koleoptiles spitze senkrecht zum Lichteinfall ein Glasplättchen einschiebt — obwohl dieses die Lichtverteilung in der Spitze nicht ändert. Werden dagegen die Spalthälften ohne Einlage fest zusammengehalten, so krümmen sich die Pflanzen sehr kräftig, wenn auch natürlich nicht so stark wie intakte Kontrollen**.

Wenn auch diese Ergebnisse noch erweitert und überprüft werden müssen, so scheint doch schon nach dem Bisherigen eine gewisse Klärung der Frage nach dem Zustandekommen der phototropen Krümmung möglich. Es standen einander da die Hypothesen von PAAL einerseits und BOYSEN-JENSEN und STARK anderseits gegenüber. Während nach PAAL (1918), wie eingangs schon erwähnt, die Krümmung durch Herabsetzung des Wachstums der Lichtseite entsteht, indem an dieser durch die Lichtwirkung die Wuchsstoffe etwa zerstört oder ihre Diffusion unterbunden würde, kam BOYSEN-JENSEN zu gegenständiger Ansicht. Aus der Beobachtung, daß Koleoptilen im einseitigen Licht (Basis abgeblendet) sich krümmen, mag auch der Diffusionsweg an der Lichtseite durch einen Einschnitt mit Glimmer-einlage unterbrochen sein, daß dagegen die Krümmung unterbleibt, wenn der Einschnitt in der Schattenflanke sitzt, schloß er auf Lokalisation der Reizleitung an der Hinterseite (1913). In diesem Sinne sprechen auch dergleichen breit angelegte Versuche von SNOW*** (1924) und Frl. PURDY*** (1921). Sie fanden die Krümmung — bei Berücksichtigung der traumatischen Reaktion — im ersten Falle mehrmals größer als im zweiten (Einschnitt auf der Schattenseite). Wie das zu verstehen, ergibt sich aus einer von

* Z. B. bleibt unbesprochen, daß die gesamte Wuchsstoffmenge 84 Minuten nach einseitiger Belichtung mit 1000 MKS durchschnittlich 84 und 75 Minuten nach Belichtung mit 100 MKS dagegen auffallend wenig, nämlich 16,4 beträgt (die Wuchsstoffmenge von Dunkelspitzen = 100 gesetzt).

** Versuche, bei welchen in die gespaltene Spitze ein Schirm gesteckt und dann senkrecht darauf belichtet wurde (BOYSEN-JENSEN und NIELS NIELSEN 1925, RAMAËR 1926), können daher, zumal wenn sie negativ ausfallen, wenig beweisen.

*** Dem Verfasser nur durch das Referat von STARK (1927) bekannt.

BOYSEN-JENSEN zusammen mit NIELSEN (1925) veröffentlichten Arbeit. Unter besonderen Verhältnissen traten nämlich Krümmungen ein, die nach der PAALSEN'schen Auffassung nicht möglich, aber vollkommen zu erklären waren durch die Annahme, daß als Folge einseitiger Lichtwirkung die wachstumsfördernden Stoffe auf der Hinterseite der Spitze vermehrt würden. Nach BOYSEN-JENSEN käme also die positive Krümmung durch Wachstumsbeschleunigung an der Hinterflanke zustande. Ebenso nach STARK. — Während RAMAËR (1926) und VAN DILLEWIJN (1927) diesen Hypothesen, die beide aus dem Verhalten der Koleoptilen im Dauerlicht abgeleitet wurden, getrennte Geltungsbereiche zuweisen wollten, die PAALSEN'sche Auffassung nämlich für die erste, jene von BOYSEN-JENSEN für die zweite positiv phototrope Reaktion zutreffen soll, scheint nunmehr jede zum Teil recht zu haben, aber keine hat den Kern der Sache ganz erfaßt. Denn nach WENT (1928a, 1928b) ist die Lichtkrümmung die Folge einer \pm vollständigen Umleitung des (normal gleichmäßig verteilten) Wuchsstoffes auf die Schattenflanke, d. h. mit anderen Worten: sie kommt zustande durch gleichzeitige Förderung des Wachstums der Schattenflanke und Hemmung an der Lichtseite. Je vollständiger die Umleitung, um so mehr wird es für den Krümmungserfolg maßgebend sein, in welchem Sinne und in welchem Maße durch die Lichtwirkung die Gesamtmenge des Wuchsstoffes beeinflußt wird — worüber aber noch wenig Sichereres bekannt ist. (WENT glaubte anfangs [1926] gleich RAMAËR [1926] eine Vermehrung des Wuchsstoffes bei hohen Lichtmengen gefunden zu haben, wie dies auch BOYSEN-JENSEN [1928] annimmt und nach VAN DILLEWIJNS [1927] Wachstumsstudien zu fordern wäre; später aber [1928a] bestritt er sie und BEYER [1928a] pflichtet bei.) Das Ergebnis der vorhin erwähnten Versuche von BOYSEN-JENSEN (1913) mit teilweiser Unterbrechung des Diffusionsweges kann sehr wohl im Sinne WENTS aus der Vermehrung der Wuchsstoffmenge an der Schattenseite der Pflanzen verstanden werden; daß das schnellere Wachstum der Schattenseite \pm auf Kosten des Wachstums der Lichtflanke geht, war bei der angewendeten Versuchsmethode nicht gut erfaßbar. Dasselbe gilt von den später mit NIELSEN (1925) veröffentlichten Versuchsergebnissen.

WENT (1928) hatte die Tatsache, daß als Folge einseitigen Lichtes der Wuchsstoff ungleichmäßig verteilt wird, bei Verwendung von nur geringen Lichtmengen entdeckt, denen erste positiv phototrope Reaktion entspricht. Nach Befunden von BEYER (1927) scheint dies aber allgemeiner der Fall zu sein. BEYER maß die Länge der Konvex- und Konkavflanke von Koleoptilen, die nach einstündiger antagonistischer Vorbelichtung zwei Stunden einseitig nachbelichtet wurden (50 MK in 60 cm Entfernung) und verglich damit den Zuwachs verdunkelter Pflanzen. Nach seinen Messungen wuchs die Lichtflanke der gekrümmten Keimlinge viel langsamer (0,11 mm) als die Pflanzen im antagonistischen

Licht (0,20), die Dunkelseite viel schneller (0,33) als die verdunkelten Pflanzen (0,23), und zwar um so viel schneller, als die Lichtseite verzögert ist: Dasselbe Ergebnis wie bei WENT, nämlich gegensinniges Wachstum der antagonistischen Flanken während der Krümmung, diesmal aber unter ganz anderen Versuchsbedingungen. Und wenn BOYSEN-JENSEN (1928, siehe S. 175 oben) betont, daß Krümmung im Dauerlicht, also zweite positiv phototrope Reaktion, nur dann zustande kommt, wenn durch Kontakt der Spitzenhälften zwischen ihnen ein Stoffverkehr möglich ist, so ist diese Tatsache leicht in dem Sinne zu deuten, daß eben auch im einseitigen Dauerlicht Wuchsstoff von der Licht- zur Schattenseite abwandert, wobei das Plus an der letzteren ein Minus der Lichtflanke bedingen wird. So gibt denn BOYSEN-JENSEN schließlich auch zu, daß mit der Wachstumsförderung der Schattenflanke, auf die er das Hauptgewicht legt und die z. T. durch Steigerung der Wuchsstoffproduktion im Dauerlicht bedingt sein soll, doch auch Hemmung der Lichtflanke verbunden sein mag.

Unabhängig von WENT und mehr von theoretischer Überlegung ausgehend, kam CHOLODNY (1927) gleichzeitig zu ganz denselben Gedanken über den Zusammenhang von „Wuchshormonen“ und Tropismus. Auch CHOLODNY lehnt die Annahme besonderer phototroper Reizstoffe, die erst als Folge des tropistischen Reizes entstünden, als ungenügend gestützt und überflüssig ab und sieht in der phototropen Reaktion die Folge einer ungleichmäßigen Verteilung der normal und ständig gebildeten Wuchshormone, die Folge einer radialen Polarisation des Organs durch die einseitige Lichtwirkung.

Von diesem Standpunkte wäre es schließlich erklärlich, warum die vielumstrittene BLAAUWSche Theorie des Phototropismus der quantitativen Überprüfung nicht standhalten konnte. BLAAUW (1914, 1915) ging von der Beobachtung aus, daß das Wachstum gewisser Pflanzenorgane (Sporangienträger von *Phycomyces*, Hypokotyle von *Helianthus*) nach mehrseitig-gleichmäßiger Belichtung den ruhigen Verlauf, den es im Dunkeln nimmt, aufgibt und wellenförmig wird. Die Ausschläge dieser „Lichtwachstumsreaktionen“ ändern sich mit der Lichtmenge (bzw. Intensität bei Dauerlicht). Da nun bei einseitigem Licht, infolge des Lichtgefälles im Organ, dessen Licht- und Schattenseite verschiedene Lichtmengen erhalten, so werden die antagonistischen Seiten — schließt BLAAUW — im Wachstum voneinander verschieden reagieren, mit anderen Worten sich in verschiedenem Maße verlängern, was notwendig zur — phototropen — Krümmung führt. Der Phototropismus wäre sonach einfach ein Spezialfall der Lichtwachstumsreaktion bei gleichmäßigem Licht. In der Folge traten verschiedene Forscher, wie SIERP (1921), BRAUNER (1922) und VAN DILLEWIJN (1927) für zum mindesten qualitative Gültigkeit dieser Auffassung ein; PISEK (1926, 1928), WENT (1928a) und

BEYER (1927, 1928a) hingegen kamen bei genauem quantitativen Vergleich von Lichtwachstum und Phototropismus zu dem übereinstimmenden Ergebnis, daß die Differenz der Lichtwachstumsreaktionen der Gegenflanken (wie PISEK ausführte auch bei hochangesetztem Lichtgefälle, also für die Theorie günstigster Annahme) nicht annähernd hinreicht, um die Größe der tropistischen Vergleichskrümmung daraus ableiten zu können*. Wie wenig die beiden Reaktionen miteinander zu tun haben, ergibt sich deutlich auch daraus, daß nach BEYER (1928) Wachstumsverzögerung am Licht (also Lichtwachstumsreaktion) auch dekapierte Keimlinge zeigen, welche gleichzeitig nicht tropistisch reagieren. Für Dauerlicht sprach sich schließlich auch BOYSEN-JENSEN (1928) gegen BLAAUW aus, weil es ihm nicht gelang, durch getrenntes Belichten der Spitzenhälften unter Beachtung des Lichtgefälles eine Bewegung der Koleoptile zu induzieren, was doch nach BLAAUW auf diesem Wege zu erreichen sein müßte. — Vom Standpunkte WENT-CHOUDNY kann man dieses Versagen der BLAAUWSCHEN Theorie bei den Wachstumsbewegungen vielzelliger Organe verstehen; sie rechnet ja nur mit der Hemmung und Förderung des Wachstums, Verminderung und Vermehrung des Wuchsstoffes, die ebenso wie im einseitigen Licht auch im mehrseitigen (und antagonistischen) eintritt (Lichtwachstumsreaktion), nicht aber mit der teilweisen oder gänzlichen Umleitung des Wuchsstoffes auf die Schattenflanke, zu der es nur im einseitigen Licht kommt und die zu gegensinniger Wachstumsänderung der Flanken führt (tropistische Wachstumsreaktion). Daher mag es in gewissen Fällen wohl möglich sein, die phototrope Krümmung qualitativ aus der Lichtwachstumsreaktion abzuleiten; darüber hinaus aber kann es nicht stimmen, sobald für die Größe der Krümmung eben die tropistische Wachstumsreaktion maßgebend ist.

Bisher war immer nur von der Wuchsstoffverteilung in der Koleoptilespitze die Rede. Nun wissen wir aber, daß die Pflanzen tropistisch reagieren, auch wenn ihre Spitze vom Licht abgeschlossen und nur ihr unterer Teil exponiert wird (ROTHERT, 1896, ARISZ, 1915). Freilich sind solche Krümmungen viel schwächer als die „Spitzenreaktion“ — besonders bei geringen Lichtmengen fällt der Unterschied auf (PISEK, 1926) und die Schwellenlichtmengen liegen sehr viel höher (LANGE, 1927). Vor dieser Tatsache wird zu bedenken sein, daß doch in der Koleoptile Licht nach oben in die verdunkelte Spitze reflektiert werden kann (LANGE, 1927); im Sinne der Wuchsstoffhypothese wäre aber auch die Möglichkeit zu erwägen, daß auch der subapikale Teil im einseitigen Licht einer gewissen „Photopolarisation“ unterliegen könnte, so daß der zugeleitete Wuchsstoff erst hier \pm radial wandert. Dies besonders mit

* Aus PISEKS letztem Beitrag zur Streitfrage ist zu ersehen, daß sich an diesem Resultat nichts ändert, wenn NUERNBERGK (1927) in der äußersten Spitze der Keimscheide Linsenwirkung feststellt.

Rücksicht auf BRAUNERS (1922) schon besprochenen Versuch: belichtete Stümpfe reagierten nach Aufsetzen von Dunkel spitzen positiv phototrop, während Kontrollen ohne Spitze gerade blieben. STARK (1927) schiebt dieses Verhalten einfach darauf, daß durch das Aufsetzen der Spitze das Wachstum und damit eine Vorbedingung der Krümmung sich günstiger gestalte.

Ganz analoge Erfahrungen, wie sie die Grundversuche über die Reizleitung beim Phototropismus brachten, machte man nun auch beim Geotropismus. Dekapitierte Koleoptilen mit wieder aufgeleimter Spitze reagieren wesentlich rascher und stärker geotrop als spitzenlose Keimlinge (BOYSEN-JENSEN, 1913, STARK, 1924). Noch deutlicher ist der Unterschied an derartigen Vergleichsreihen von *Vicia*-Wurzeln (SNOW, 1923). In einem Versuche von STARK (1924) krümmten sich ungereizte Koleoptilestümpfe, denen horizontal gelegene Spitzen aufgesetzt waren, zum Teil im Sinne der Spitzenreizung. Also auch hier „Reizleitung über die Schnittfläche hinweg“ durch Diffusion. Es zeigte sich weiter, daß der geotrope Effekt, wenn die Leitung an der Oberseite durch halbseitigen Einschnitt mit Platineinlage unterbrochen wird, mehr als dreimal so groß ausfällt, als bei entsprechender Unterbrechung an der Unterseite (PURDY, 1921); ähnliches gilt von *Vicia*-Wurzeln (SNOW, 1923). Es wird also in + - wie in —-geotropen Organen der Reiz- oder Wuchsstoff vorwiegend auf der Unterflanke weitergeleitet. Da diese aber im ersten Fall konvex, im zweiten konkav wird, muß ihr Wachstum im einen Fall gefördert, im andern gehemmt werden. Wieso das kommt, vermögen Beobachtungen von CHOLODNY (1924, 1926, 1928) zu erhellen. Er stellte nämlich fest, daß dekapitierte Lupinenwurzeln etwas rascher wachsen als intakte Kontrollen und daß Anfügen der Spitze an Wurzelstümpfe deren Wachstum drückt; in gleicher Weise wirken aber auch Koleoptiles spitzen vom Mais an Wurzelstümpfe derselben Pflanze gefügt. Sie hemmen das Wurzelwachstum, während sie das der Koleoptile beschleunigen. Anderseits beschleunigt auch die Wurzel spitze das Wachstum der Koleoptile, während sie das der Wurzel hemmt. Es beeinflußt also ein und derselbe Wuchsstoff das Wachstum des + und das des —-geotropen Organs gerade gegensinnig. Die Ursache ist nach CHOLODNY in einer verschiedenen physiologischen Struktur der Organe zu suchen. In Übereinstimmung mit diesen Befunden ergeben dekapitierte Maiswurzeln mit Koleoptiles spitzen ausgezeichnete geotrope Krümmung, gerade so wie intakte Wurzeln, während dekapitierte Kontrollen sich während der Versuchsdauer (3 bis 5 Stunden) nicht krümmten; der Versuch gelang auch bei der reziproken Kombination: dekapitierte Koleoptilen mit Wurzel spitzen reagierten deutlich geotrop, während Koleoptilestümpfe ohne Wurzel spitzen in derselben Zeit (3 bis 5 Stunden) sich nicht krümmten. Nach diesen außerordentlich interessanten Be-

obachtungen (die übrigens mit dem Erwähnten nicht erschöpft sind) wird man sich CHOLODNY leicht anschließen, wenn er folgert, daß auch im Mechanismus der geotropen Reaktion Wuchsstoffe eine wesentliche Rolle spielen. Die Frage ist, ob es sich nur um den „normalen“ Wuchsstoff handelt. Nach CHOLODNY ja. Er führt die geotrope Reaktion, ganz ähnlich wie die Lichtkrümmung, allein darauf zurück, daß infolge der Schwerkraft der von der Spitze ständig gebildete Wuchsstoff sich in der Unterflanke ansammelt und glaubt nicht, daß in dieser erst infolge des Reizes besondere „Reizstoffe“ („Geotrophormone“) gebildet würden, wie solche GRADMAN (1925) und STARK (1927) wenigstens außer dem normalen Wuchsstoff annehmen. CHOLODNY bemühte sich, zu zeigen, daß eine Hauptstütze der von ihm angefochtenen Annahme, nämlich GRADMANNS (1925) Erfahrungen mit gespaltenen Hypokotylen nicht ganz zutreffen. Nach GRADMAN krümmen sich bei Ausschalten der Berührung zwischen den Spalthälften nur die Unterhälften geotrop auf, bei CHOLODNY reagierten nach längerer Zeit (30 bis 40 Stunden) doch auch die Oberhälften. Wie schon BRAUNER gegen derartige Versuche von M. WEBER (1926) mit Koleoptilen zu bedenken gab, befinden sich solche Spalthälften nicht unter gleichen Bedingungen, insoferne ja die Unterseite der Oberhälfte eine Wundfläche ist und daher schwer konvex werden kann, während für die Unterhälfte die Sache gerade umgekehrt liegt; schon aus diesem Grunde werden sie zunächst verschieden reagieren*. So erklärt denn auch CHOLODNY das Verhalten der Spalthälften von Hypokotylen ebenso wie die Krümmung ganzer Internodien mit seitlich angefügter Ober- und Unterhälfte in den Versuchen von GRADMAN (die der Unterhälfte anliegende Flanke des Internodiums wurde konvex) einfach aus der kombinierten Wirkung von Wuchsstoffverteilung und Wundeinfluß. Zugunsten der Wuchsstoffhypothese ließe sich noch anführen, daß — entsprechend dem Befunde BEYERS über die Lichtkrümmung — nach U. WEBER (1926) während der geotropen Krümmung der Haferkoleoptile ihre Oberflanke anfangs im Wachstum gehemmt erscheint, während die Unterflanke gleichzeitig rascher wächst (besonders deutlich an der graphischen Darstellung des Wachstums bei Dauerreizlage). Wenn WEBER weiter fand, daß Spalthälften von Gerstenkoleoptilen, je nachdem, ob sie als Ober- oder Unterhälfte orientiert werden, ganz ähnlich im Wachstum reagieren wie Ober- bzw. Unterflanke am intakten Keimling, so ist das allerdings mit der von WENT und CHOLODNY vertretenen Auffassung über das Zustandekommen der tropistischen Krümmung weniger vereinbar — aber vielleicht eher anfechtbar als das Ergebnis, das an intakten Pflanzen gewonnen wurde.

Angenommen, die geotrope Reaktion ist tatsächlich die Folge un-

* Übrigens sah BEYER (1928b) Längsstreifen von Koleoptilen sich geotrop aufrichten, gleichgültig, ob die Außenepidermis oben oder unten war.

gleichmäßiger Verteilung des Wuchsstoffes, läge es nach den Erfahrungen über die Lichtkrümmung nahe, seine Konzentrierung an der Unterseite gleich in die Spitze des Organs zu verlegen. CHOLODNY lehnt ab. Für die Weiterleitung des Zustandes der Spitze ist eine gleichmäßig enge Be- rührung zwischen ihr und dem Stumpf Voraussetzung. Dafür sei aber bei seinen verschiedenen Kombinationen von Spitzen und Stümpfen, die doch immer Reaktionen ergaben, gar nicht gesorgt worden. Auch zeigten ihm z. B. (1928) horizontal liegende Wurzelstümpfe vom Mais, denen Koleoptiles spitzen senkrecht mit senkrechtem seitlichen Anschnitt angefügt wurden, dieselbe geotrope Reaktion wie Kontrollen mit normal angefügter Spitze (zugleich ein Ergebnis gegen die „Tropohormone“). Nicht die Spitze, sondern die Wachstumszone wird nach CHOLODNY durch die Schwerkraft polarisiert, so daß der von der Spitze proximalwärts strömende Wuchsstoff erst hier abgelenkt wird, d. h. vornehmlich der Unterflanke zugeführt wird. In diesem Sinne lassen sich ja auch Versuche BRAUNERS (1923) auswerten, wonach durch Aufsetzen von ungereizten Spitzen auf Stümpfe, die 10 Minuten horizontal gelegen waren, der Prozentsatz der geotropen Reaktionen erheblich größer wird, als bei dekapitierteren ohne Spitzen. Dagegen steht aber STARKS Versuch, worin ungereizte Koleoptilestümpfe nach Aufsetzen der Spitzen von geotrop gereizten Pflanzen sich zum Teil im Sinne der Spitzeneizung krümmten. Der Versuch wäre noch in größerem Umfang (STARK hatte nur 12 Pflanzen, darunter 3 Reaktionen) mit kurzen Spitzenteilen und unter Zuhilfenahme des Klinostaten zu wiederholen. Solange er aber nicht widerlegt ist, wird man nicht gut darum herumkommen, zuzugeben, daß doch auch „Spitzenpolarisation“ im Spiele ist.

Sei dem wie immer, es fragt sich schließlich, wie denn überhaupt die Schwerkraft (oder allgemeiner gesprochen: Massenimpulse) zu einer ungleichmäßigen Verteilung des Wuchsstoffes im Organ führen, wie eine physiologische Polarität entstehen kann. Im letzten Jahrzehnt wurde von verschiedenen Seiten erörtert, daß dem tropistischen Wachstum elektrische Vorgänge vorausgingen, indem etwa die Verlagerung kleiner und kleinsten Teilchen (wie Statolithen, Mikrosomen) Spannungs- differenzen verursache (die betreffende Literatur bei JOST und WISS- MANN [1924], BRAUNER [1927] referiert). Diese Vermutungen haben nun durch BRAUNER (1927) bestimmtere Gestalt angenommen. Ihm verdanken wir die ersten exakten Untersuchungen in dieser Richtung. Er stellte beim Umlegen von Pflanzenteilen in diesen wirklich Potential- differenzen von 4 bis 9 Millivolt fest, und zwar wird stets die Unterseite positiv, gleichgültig, ob es sich um + oder —-geotrope Organe handelt. Dieses „geoelektrische Phänomen“ stellte sich als rein physikalischer, als ein membranenlektrischer Vorgang heraus, denn es ist ebenso an abgetöteten Pflanzenteilen und an mit gewissen Elektrolyten getränkten

Pergamentmembranen zu beobachten. Auf Grund seiner Studien an Pergamentmodellen, über den Einfluß der Ionen und ihrer Konzentration, erklärt BRAUNER die Erscheinung daraus, daß die Membran Anionen adsorbiert, wodurch die Flüssigkeitsfäden in den Poren + werden. Zufolge der Schwere verschieben sie sich nach unten und positivieren die Membranunterseite (bei mehrwertigen Kationen kehrt sich das Verhalten um). So sei auch die geoelektrische Reaktion lebender Pflanzenteile den Zellelektrolyten zuzuschreiben und als Summe von „Strömungspotentialen“ zu verstehen. Mag manches noch dunkel bleiben, wenn man das geoelektrische Phänomen mit dem Geotropismus in Zusammenhang bringt, seine Entdeckung hat immerhin das eine für sich: man versteht endlich, wie die Schwerkraft, die doch auf alle Zellen in gleicher Weise wirkt, einen radial-polaren Gegensatz herbeiführen kann. Das Auftreten der Potentialdifferenzen ist vielleicht „das erste noch rein physikalisch-chemische Glied der Reizkette“, deren Ende die geotrope Reaktion bildet. Daß diese erste Wirkung der Schwerkraft, d. h. die Richtung der E. M. K. bei Sproß und Wurzel gleich gefunden wurde, stimmt durchaus zu CHOLODNYS Ergebnis, wonach derselbe Wuchsstoff das Wachstum positiv geotroper Organe fördert, das Wachstum negativ geotroper hemmt. Ist nur die Konzentration an der Unterflanke in beiden Fällen größer als oben, so wird diese im einen Fall konvex, im zweiten konkav werden. Stimmt die Sache, dann wäre der umstrittenen Statolithenhypothese etwas an Boden genommen. ZOLLIKOFER (1922) hat übrigens angedeutet, daß sich auch darauf eine elektrische Hypothese des Geotropismus bauen läßt.

Es läge nun nahe, auch bei der Photopolarisation zunächst an elektrische Ladungsverschiebungen zu denken. Zwar fehlen hierüber exakte Untersuchungen, wie wir sie über die geoelektrische Reaktion besitzen. Aber, wie CHOLODNY (1928) berichtet, fanden WALLER und BOSE doch immerhin, daß bei einseitiger Belichtung die lichtzugekehrte Seite exponierter Pflanzenorgane elektro-negativ wird. Über solches Zusammenstimmen ist nur nicht zu vergessen, daß die Richtung der Geopolarisation durch die Richtung der Schwerkraft bedingt ist, während für den Phototropismus nach heute doch ziemlich übereinstimmender Überzeugung (zumal nach BUDERS [1920] Fundamentalversuchen) allein das Lichtgefälle im Organ maßgebend ist.

Nachdem im vorausgegangenen die CHOLODNY-WENTSche Auffassung der Tropismen in der Hauptsache nach ihrer positiven Seite dargestellt und beleuchtet wurde, soweit das bei der gebotenen Kürze möglich ist, muß zum Schluß um so mehr nochmals betont werden, daß das Fundament der Beobachtungstatsachen, die diese Auffassung unmittelbar stützen, doch noch schmal ist; die WENTSchen Untersuchungen sind gerade am entscheidenden Punkt allzu knapp ausgefallen und vor

alem gelang es noch nicht einen „Wuchsstoff“ aus der lebenden Koleoptile zu isolieren. Es fehlt auch nicht an Gegnern. Gerade in allerletzter Zeit wurde die Wuchsstoffhypothese an der Wurzel angegriffen. BÜNNING (1928) bestreitet, daß es am Ausschalten der Spitze als dem wachstumsregulierenden Organ liege, wenn dekapitierte Wurzeln unter Umständen rascher wachsen als dekapitierte, denen die Spitze wieder angefügt wurde (CHOLODNY 1926); denn ebenso wirke das Anfügen irgend eines andern Wurzelstückes. BÜNNING erklärt das für Wundwachstumsreaktion und glaubt nicht, daß die Wurzelspitze irgendwelche Wuchsstoffe bilde. Nach BÜNNING haben ferner die Wundstoffe die Fähigkeit, die Zellwände dehnbarer zu machen, eine Fähigkeit, die WENT (1928a) gerade für den Wuchsstoff in Anspruch nahm. Daher der Verdacht, WENT habe aus seinen richtigen Beobachtungen falsche Schlüsse gezogen. Man kann eine Nachprüfung der WENTSchen Ansichten durch BÜNNING nur begrüßen, darf aber nicht übersehen, daß die Meinungen über die Wundstoffe selbst und über den Traumatotropismus vorläufig noch durchaus geteilt sind.

STARK (1916) beobachtete nach verschiedenartiger einseitiger Verletzung von Keimlingen, daß die verletzte Flanke konkav wird. Nach dem einseitigen Aufsetzen von Zylindern, die aus Koleoptilen geschnitten waren, auf dekapitierte Koleoptilen; aber auch nach einseitigem Auflegen von Agar, der Gewebebrei von Koleoptilen enthielt, krümmten sich in den Versuchen von STARK (1921) die Stümpfe nach der Seite der Auflage hin (positiv), indem die Flanke unter der Auflage konkav wurde. Selbst Stücke von durch Kochen getöteten Koleoptilen wirkten, wenn auch schwächer, in diesem Sinne. STARK führt diese Reaktionen auf wachstumshemmende Wundstoffe zurück, die zufolge der Versuchsmethode einseitig in die Diffusionsbahn gelangen. BÜNNING (1917) schließt gleichfalls aus dem Verlauf der von ihm studierten Wundwachstumsreaktionen nach einseitigem Einschnitt auf einen direkten Einfluß der Wunde als solcher, während schon PAAL (1918) und neuerdings BEYER (1925) derartige traumatische Reaktionen nur als Folge der durch die Wunde bedingten Störung der normalen Korrelation zwischen Spitze und Basis auffassen: die verwundete Flanke erhält unterhalb der Wunde weniger Wuchsstoff und wächst daher langsamer als die intakte Gegenseite. Wenn Gramineenkeimlinge auch nach basaler Verwundung sich krümmen, so ist zu bedenken, daß bei derartigem Eingriff der vom Endosperm aufsteigende Nährstoffstrom unterbunden wird. Es ist nicht möglich, auf das Für und Wider, auf die traumatischen Reaktionen der Wurzel (BÜNNING 1927, 1928) und die umfangreichen gegnerischen Auseinandersetzungen hier näher einzugehen. Zur Beleuchtung der Angelegenheit sei nur aus BEYERS (1928b) eben vor Abschluß unseres Manuskriptes erschienenen Arbeit kurz einiges angeführt. BEYER konnte im Gegensatze zu STARK nach einseitigem Auflegen von normal orien-

tierten (!) Koleoptilezylindern auf dekapitierte Keimpflanzen merkwürdigerweise keine positiven Krümmungen verzeichnen, sondern, nach längerer Versuchsdauer, negative Reaktionen (es sei dahingestellt, ob deren Erklärung mit Regeneration des Wuchsstoffes in den Zylinderchen befriedigt). Weiters erhielt BEYER keine Krümmung, als er Koleoptilstümpfe dicht (1 bis 2 mm) unter der Dekapitationsfläche einseitig quer einschnitt. Wirkt die Wunde als solche, so müßten die Pflanzen auch unter diesen Umständen sich krümmen. Das Ausbleiben der Reaktion wäre aber so zu verstehen, daß in diesem Falle der Einschnitt an der Wuchsstoffverteilung nichts ändert. Da die Versuchsmethode jener von STARK sehr nahekommt, handle es sich dort gar nicht um traumato-trope Reaktion. Schließlich konnte nachgewiesen werden, daß die Krümmung, welche intakte Pflanzen nach einseitigem Einschnitt (Glimmereinlage) ausführen, im Sinne der Korrelationshypothese rein aus der Wachstumshemmung, die die Wundflanke infolge der Sperrung der Wuchsstoffzufuhr erfährt, auch quantitativ erklärt werden kann. Die Wundflanke gekrümmter Pflanzen wächst so schwach, wie eine dekapitierte Pflanze, während die intakte Gegenseite wie ein normaler Keimling weiterwächst. In den untersuchten Fällen bedarf es sonach zum Verständnis der traumatischen Krümmungen nicht der Annahme besonderer Wundstoffe.

BEYER unterzieht dann noch die Versuche von BOYSEN-JENSEN und Frl. PURDY über die Reizleitung beim Geotropismus einer eingehenden Kritik und kommt dabei und auf Grund eigener Nachprüfung zum Ergebnis, daß diese Autoren die traumatische Krümmung, die ja zufolge der einseitigen Unterbrechung des Diffusionsweges durch queren Einschnitt maßgebend in die Versuche hereinspielt, zu wenig berücksichtigt hätten. Zieht man sie gebührend in Betracht, dann könnte von einer Lokalisation der Reizleitung auf die Unterseite nicht die Rede sein. Nicht einmal eine Bevorzugung der Unterflanke sei festzustellen. Ebenso werden die analogen Ergebnisse dieser Autoren über die Reizleitung beim Phototropismus angegriffen. Nach BEYER sind beide Flanken in gleicher Weise an der Reizleitung beteiligt, eine Ansicht, wie sie schon FITTING geäußert hat. Das stimmt nun mit der Wuchsstoffhypothese von WENT-CHOLODNY zunächst nicht zusammen, noch weniger als die Ergebnisse von Frl. PURDY, nach welchen der „Reiz“ wenigstens vornehmlich auf der Unter- bzw. Schattenflanke geleitet wird. Im besondern weist BEYER darauf hin, daß auch er im phototropen Versuch bei Unterbindung der Diffusion an der Schattenflanke (Einschnitt mit Glimmereinlage) positive Lichtkrümmung beobachtete. Das ist nach WENT nicht ohneweiters zu erklären. Denn die Schattenflanke bekommt in diesem Falle keinen Wuchsstoff, weil auf dieser Seite die Diffusionsbahn gesperrt ist, die Lichtflanke bekommt nach WENT wenig oder nichts davon, weil ja der Wuchsstoff nach der Schattenflanke abwandert. Die Pflanzen müßten

also eher negativ reagieren, zumindest aber gerade bleiben. Ein Ausweg, um diese Tatsache doch im Sinne der Wuchsstoffhypothese zu deuten, wäre m. E. nur die Annahme, daß auch der basale Teil der Koleoptile radial polarisiert würde, so daß der an der Unterbrechung sich stauende und teilweise über die Kante der Glimmereinlage strömende Wuchsstoff unterhalb der Unterbrechung \pm gegen die Schattenflanke wandert, eine Annahme, die übrigens CHOLODNYS Ansicht ganz entsprechen würde (vgl. S. 181).

Noch auf einem zweiten Wege versuchte BEYER eine Belastungsprobe der „Wuchsstoffhypothese des Phototropismus“. Er fand in Parallelreihen von intakten und von dekapierten Pflanzen mit Spitzenregeneration die Lichtkrümmung um das Vielfache stärker als die traumatische bei querem Einschnitt mit Glimmereinlage. Es sei hervorgehoben, daß es nach WENT wohl zu verstehen wäre, wenn die phototrope Reaktion bis zum Doppelten stärker ausfiele, als die Wundkrümmung; daß sie aber mehrmals größer ist, ist mit der Wuchsstoffhypothese schlechterdings nicht mehr vereinbar. Doch kann deshalb wohl nicht behauptet werden, diese Hypothese wäre damit glatt erledigt und das ganze Problem schon eindeutig im Sinne der STARKSchen Auffassung entschieden, wonach als Folge des tropistischen Reizes noch besondere Reizstoffe („Tropohormone“) entstehen. Es wird vor allem abzuwarten sein, wie weit BEYERS Beobachtungen der Kritik standhalten werden* und wie weit sich das gesamte Material dann unter diesem Gesichtspunkte vereinen läßt.

Ganz ohne Wuchs- oder Reizstoffe kommt PRISTLEY (1926, 1927) aus. Er ist Anhänger der BLAAUWSchen Theorie und schreibt den Permeabilitätsverhältnissen und der Guttation die maßgebende Rolle beim Phototropismus zu. Auf der Lichtseite wird die Permeabilität erhöht, infolgedessen die Guttation ausgiebiger und das allein führt zur Krümmung, die also im wesentlichen eine Turgorbewegung wäre. Durch Dekapitieren wird die Guttation ebenfalls erhöht, daher Wachstumsverringerung; Wiederaufsetzen der Spitze drückt die Guttation und steigert so das Wachstum usw. PRISTLEY folgt also zum Teil BRAUNER (1924), der ja auch der von ihm an Haferkoleoptilen studierten Permeabilitätssteigerung durch das Licht und der Turgorsenkung an der Lichtflanke eine wesentliche Rolle beim Zustandekommen der Krümmung zuschreibt; aber BRAUNER geht nicht so weit, die Bedeutung von Wuchsstoffen ganz zu eliminieren**. Handelt es sich schon bei allen bisher besprochenen Erklärungs-

* Aus der knappen Darstellung von BEYER ist z. B. kein Bild zu gewinnen, in welcher Höhe der Koleoptilen der Einschnitt saß und auf welche Strecke sich traumatische und phototrope Krümmung verteilten.

** Übrigens ist zu erwähnen, daß das Licht die Durchlässigkeit auch erniedrigen kann, wie ein Versuch DILLEWIJNS (1927; 200 \times MKS) am *Helianthus*-Hypokotyl zeigte.

versuchen ± noch immer um Hypothesen, deren Grundlagen durchaus erweitert und überprüft werden müssen — ist doch noch keiner der zur Erklärung jeweils herangezogenen „Stoffe“ gefaßt worden —, so gilt das nicht minder von PRISTLEYS vielleicht doch allzu einfacher Ansicht über den Mechanismus der Koleoptilebewegung.

Literatur

Arisz. 1915, Rec. trav. bot. Néerl., 12.

Beyer. 1925, Biol. Z.-Bl., 45; 1927, Planta, IV; 1928a, Planta, V; 1928b, Zeitschr. f. Bot., 20.

Blaauw. 1914—15, Zeitschr. f. Bot., 6—7.

Boysen-Jensen. 1910, Ber. deutsch. bot. Ges., 28; 1913, ebenda, 31; 1928, Planta, V.

Boysen-Jensen und Niels Nielsen. 1925, Planta, I.

Brauner. 1922, Zeitschr. f. Bot., 14; 1923, Ber. deutsch. bot. Ges., 41; 1924, Zeitschr. f. Bot., 16; 1927, Jahrb. f. wiss. Bot., 66.

Buder. 1920, Ber. deutsch. bot. Ges., 38.

Bünning. 1927, Zeitschr. f. Bot., 19; 1928, Planta, V.

Cholodny. 1924, Ber. deutsch. bot. Ges., 42; 1926, Jahrb. f. wiss. Bot., 65; 1927, Biol. Z.-Bl., 47; 1928, Planta, V.

Dillewijn. 1927, Rec. trav. bot. Néerl., 24.

Dolk. 1926, Proc. Akad. Amsterd., XXIX.

Fitting. 1907, Jahrb. f. wiss. Bot., 44.

Gorter. 1927, Proc. Akad. Amsterd., XXX.

Gradmann. 1925, Jahrb. f. wiss. Bot., 65; 1928, ebenda, 68.

Jost und Wissmann. 1924, Zeitschr. f. Bot., 16.

Lange. 1927, Jahrb. f. wiss. Bot., 67.

Nuernbergk. 1927, Goebels bot. Abh., 12.

Paal. 1918, Jahrb. f. wiss. Bot., 58.

Pisek. 1926, Jahrb. f. wiss. Bot., 65; 1928, ebenda, 67.

Pristley. 1926, New phyt., XXV.

Pristley und Tetley. 1927, New phyt., XXVI.

Purdy. 1921, Dansk. vid. selsk. biol. medd., 3.

Ramaér. 1926, Proc. Akad. Amsterd., XXIX.

Rothert. 1896, Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., 7.

Sierp. 1921, Zeitschr. f. Bot., 13.

Sierp und Seyboldt. 1926, Jahrb. f. wiss. Bot., 65.

Snow. 1923, Ann. of bot., 37; 1924, ebenda, 38.

Söding. 1923, Ber. deutsch. bot. Ges., 41; 1925, Jahrb. f. wiss. Bot., 64; 1926, ebenda, 65.

Seubert. 1925, Zeitschr. f. Bot., 17.

Stark. 1921, Jahrb. f. wiss. Bot., 60; 1924, Ber. deutsch. bot. Ges., 42; 1925, ebenda, 43; 1927, Ergebnisse d. Biol., 2.

Stark und Drechsel. 1922, Jahrb. f. wiss. Bot., 61.

Tendeloo. 1927, Proc. Akad. Amsterd., XXX.

Uyldert. 1928, Proc. Akad. Amsterd., XXXI.

Weber. 1926, Jahrb. f. wiss. Bot., 66.

Went F. W. 1926, Proc. Akad. Amsterd., XXX; 1928a, Rec. trav. bot. Néerl., XXV; 1928b, ebenda, XXVa.

Zollnikofer. 1922, Rec. trav. bot. Néerl., XVIII; 1928, ebenda, XXVa.

Besprechungen

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. (Biologische Studienbücher, herausgeg. v. W. Schoenichen, Berlin, Bd. VII.) Berlin (J. Springer), 1928. 8°. 330 S., 168 Abb. Preis brosch. RM 18,—, in Leinen geb. 19,40.

Die Pflanzensoziologie ist in letzter Zeit in so gewaltigem Aufschwunge begriffen, daß eine übersichtliche Zusammenfassung ihres Inhaltes, ihrer Ziele und Methoden um so freudiger zu begrüßen ist, als dieses Werk einen der Bahnbrecher und Führer auf diesem Gebiete zum Verfasser hat. Als Einleitung werden Worte über Stellung und Hauptprobleme der Disziplin und, im ersten Abschnitt, über die Grundlagen des pflanzlichen Zusammenlebens unter entsprechender Würdigung der Konkurrenz vorausgeschickt.

Im zweiten Abschnitt „Die Pflanzengesellschaften und ihre Untersuchung“ nehmen die beiden ersten Kapitel, das gewissermaßen morphologische „Das Gefüge der Pflanzengesellschaften“ und das ökologische „Gesellschaftshaushalt (Synökologie)“ den breitesten Raum ein. Das erstere behandelt zunächst die niederen Gesellschaftseinheiten, deren grundlegende der Einzelbestand und die Assoziation sind, dann die Merkmale des Gesellschaftsgefüges, die in analytische — Abundanz, Dominanz, Soziabilität, Frequenz, Schichtung, Vitalität, Periodizität — und synthetische — Stetigkeit und Treue — zerfallen, bringt sodann ein praktisches Beispiel einer Vegetationsaufnahme und schließt mit einem Absatz über Phytoplankton und Edaphon. Das letztere Kapitel, bei weitem das umfangreichste, ist den Faktoren gewidmet. Diese werden in klimatische — Wärme, Licht, Wasser und Wind —, Bodenfaktoren — Bodenchemie, Bodenphysik, Bodenorganismen und Bodentypen —, Relieffaktoren — Höhenlage, Massenerhebung, Exposition und Bodenneigung — und anthropo-zoische — Tierwelt und Mensch — gegliedert. Den Schluß bilden Absätze über die Lebensformen und die synökologischen Einheiten — Verein (Synusie) und Formation. Besonders originell ist der Absatz über die Bodenfaktoren, wo die modernen Errungenschaften über Bodenazidität, die Kolloidchemie usw. gebührend zur Geltung kommen. Die Relieffaktoren wären wohl logischer auf die klimatischen und edaphischen verteilt worden. Das wichtige Moment der Ersetzbarkeit der Faktoren hätte vielleicht einen eigenen Absatz verdient. Von den folgenden Kapiteln behandelt das dritte, „Gesellschaftsentwicklung (Syngenetik)“, den Zusammenhang der Vegetations- und Bodenbildung, den Bauwert der Arten, die syngenetischen Einheiten von den Anfangsstadien bis zum Klimax, informiert über die Untersuchungsmethoden und die syngenetische Klassifikation und schließt mit der Vegetationsgeschichte (Synchronologie) und den in ihrem Dienste stehenden Pollenanalyse. Das vierte, „Gesellschaftsverbreitung (Synchorologie)“, handelt von den chorologischen Einheiten, wie geographischen Varianten, Höhengliedern, Zonation und Höhenstufen, Vegetationsgebieten und deren kleineren Einheiten, von Kartographie usw. und das fünfte endlich, „Einteilung und Anordnung der Pflanzengesellschaften (Gesellschaftssystematik)“, von der physiognomisch-ökologischen und floristischen Gruppierung, von den höheren Gesellschaftseinheiten — Verband, Ordnung, Klasse, Kreis — und empfiehlt die Anordnung der Gesellschaften in soziologischer Progression.

Die klare Darstellungsweise, das reiche Bildermaterial und die sorgfältige Auswahl der zitierten Literatur lassen das schöne Buch auch dem Anfänger aufs wärmste empfohlen sein. F. VIERHAPPER (Wien)

Iltis Hugo (Brünn). *Totius orbis flora photographica arte depicta.* Unter Mitwirkung von W. ALECHIN (Moskau), JOHN BRIQUET (Genf), H. C. COWLES (Chicago), LUDWIG DIELS (Berlin), KAREL DOMIN (Praha), B. FEDTSCHENKO (Leningrad), JOSEF PODPĚRA (Brno), CARL SKOTTSBERG (Göteborg), A. G. TANSLEY (Oxford), R. WETTSTEIN (Wien) u. a. herausgegeben. Brünn (Rudolf M. Rohrer). 1928. In Kommission bei Th. O. Weigel, Leipzig C 1, Königstraße 1. 8°. Band 2: ILTIS H. und SCHULZ B. Florenprovinz der europäischen Mittelgebirge I. Text 52 S. 1 Karte. 100 photographische Bilder 9 × 12 cm, Preis in Ganzleinen: Kč 230,— = RM 29,—.

Die Flora photographica, deren Erscheinen mit dem voreilgenden Bande beginnt, beabsichtigt, die Pflanzendecke der Erde in ihren Gesellschaften und Arten durch photographische Originalkopien von einheitlicher Bildgröße (9 × 12 cm) darzustellen. Sie soll in Zenturien oder Halbzenturien von je 100 bzw. 50 Bildern herauskommen, deren jede eine bestimmte Florenprovinz in ENGLERS Sinne behandeln soll. Jeder Band ist als ein für sich abgeschlossenes Werk gedacht mit kurzer pflanzengeographischer Schilderung des betreffenden Gebietes als Einleitung und Reihung der Bilder nach soziologischen Gesichtspunkten. Das Werk soll in einer deutschen, englischen und französischen Ausgabe mit jährlich zwei bis drei Bänden herausgegeben werden.

In ihrer Eigenart erscheint die Flora photographica berufen zu sein, einem tiefgehenden Bedürfnis aller Botaniker, der Pflanzengeographen im besonderen, abzuhelfen. Diese Eigenart besteht, wie auch Herausgeber im Vorwort betont, vor allem in der Verwendung photographischer Kopien, die namentlich für mikroskopische und epidiaskopische Betrachtung — also auch für Lehrzwecke — allen Drucken weitaus überlegen sind, und in deren kleinem Format, das bei verhältnismäßig geringen Herstellungskosten die Erreichung einer möglichst großen Vollständigkeit an Bildern erlaubt.

Der ersterschienene Band berechtigt zu den besten Erwartungen und lässt Referenten mit dem Wunsche schließen: Vivant sequentes!

F. VIERHAPPER (Wien)

- I. Schmid L. Methylierungsversuche bei Polysacchariden. (Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., 58. Bd., 1925, S. 1963 bis 1965.)
- II. Schmid L. und Becker B. Alkaliverbindungen von Kohlehydraten. (Ebenda, 58. Bd., 1925, S. 1966 bis 1968.)
- III. Schmid L. und Becker B. Kryoskopische Molekulargewichtsbestimmungen mit flüssigem Ammoniak. (Ebenda, 58. Bd., 1925, S. 1968 bis 1971, 2 Textabbildungen.)
- IV. Schmid L. und Bilowitzki G. Mitteilung über Inulin (II). (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, m.-n. Kl., Abt. II b, 135. Bd., 1926, S. 743 bis 747.)
- V. Schmid L. und Bilowitzki G. Mitteilung über Inulin (III). (Ebenda, 136. Bd., 1927, S. 163 bis 165.)
- VI. Schmid L., Waschkau A. und Ludwig E. Alkaliverbindungen von mehrwertigen Alkoholen und Kohlenhydraten. (Ebenda, 137. Bd., 1928, S. 107 bis 110.)
- VII. Schmid L. und Zentner M. Methylierungsversuche an Stärke. (Ebenda, 137. Bd., 1928, S. 111 bis 117.)

VIII. Schmid L., Ludwig E. und Pietsch K. Kryoskopische Molekulargewichtsbestimmungen mit flüssigem Ammoniak an Glykogen. (Ebenda, 137. Bd., 1928, S. 118 bis 121.)

Die neueren Anschauungen über die Polysaccharide — Stärke, Glykogen, Inulin, Zellulose, Chitin, Lichenin usw. — gehen dahin, daß die Moleküle dieser Körper nicht die früher angenommene enorme Größe besitzen, sondern daß ihre chemischen Elementarkörper verhältnismäßig geringe Molekulargröße aufweisen, etwa 1 bis 3 Zuckermoleküle umfassen und daß diese Grundmoleküle durch bisher noch nicht ganz aufgeklärte Kräfte zu größeren Komplexen assoziiert sind. Da die Kohlehydrate, soweit sie überhaupt „echt“ gelöst sind, in vielen Lösungsmitteln als solche Polymerisate verbleiben, ergaben sich verschwindend geringe Gefrierpunktsdepressionen bei kryoskopischen Bestimmungen und damit die Folgerungen auf relativ große Grundmolekel. SCHMID und Mitarbeiter beschreiben nun (III, IV, V, VIII) eine Reihe von Lösungsmitteln, in denen Kohlehydrate unverändert und glatt in Lösung gehen, z. B. flüssiges, wasserfreies Ammoniak, Butylamin, Piperidin, Phenol. Aus der Lösung können die untersuchten Körper wieder mit unveränderten Eigenschaften regeneriert werden, so daß also eine chemische Beeinflussung sensu stricto nicht vorliegen kann. Besonders in flüssigem Ammoniak werden nun gewisse Polysaccharide komplett depolymerisiert und in die einfachen Elementarkörper gespalten. Für Inulin ergibt sich aus der Gefrierpunktserniedrigung ein solcher von $(C_6H_{10}O_5)_2$, bei Glykogen sogar von $(C_6H_{10}O_5)_1$. Letzterer Befund steht somit in völliger Parallele mit den Ergebnissen von KARRER an kristallisierten Azetylzellulose und Kupferoxydaminoniak-gelöster Zellulose und von PRINGSHEIM an Glyzerin-behandeltem Lichenin, welche Forscher übereinstimmend einfaches Glykoseanhydrid $(C_6H_{10}O_5)_1$ als Elementarkörper dieser Polysaccharide feststellten.

Eine zweite Aufgabe sieht die moderne Kohlehydratforschung in der Aufklärung der für die einzelnen Di- und Polysaccharide spezifischen Bindungsformen. Nach dem Vorgange von IRVINE, HESS, KARRER u. a. werden die freien Hydroxylgruppen substituiert (meist durch den Methoxylrest), ohne daß dabei die gegenseitige Bindung der einfachen Zucker gesprengt wird. Erst nach möglichst erschöpfender Absättigung wird das Molekül durch Hydrolyse gespalten und nun aus der Lage der freien Hydroxyl- bzw. Karbonylgruppen auf den Ort der ursprünglichen Bindung ein Rückschluß gezogen. Einen wesentlichen Beitrag in dieser Arbeitsrichtung bringen die Arbeiten (I) und (VII). Sie zeigen, daß Methylierung von Lichenin, Inulin und Stärke auch mit Diazomethan möglich ist. Allerdings bleibt der Prozeß nach Aufnahme von maximal 2 Methylresten stehen. Analoge Ziele verfolgen die Mitteilungen (II) und (VI). Es gelang, in das Kohlehydratmolekül (Glukose, Fruktose, Glykogen, Lichenin, Chitin, Methylglykosid, daneben auch Glykol und Glyzerin) durch Behandlung mit in NH_3 gelöstem, wasserfreiem Natriummetall Natrium einzuführen. Auch hier bleibt die Reaktion nach Bildung der Mononatriumverbindung stehen, bzw. wird in ihrem Verlaufe bei Forcierung weiterer Metallaufnahme undurchsichtig.

Die referierten Arbeiten stellen jedenfalls auch für den Botaniker wesentliche Beiträge zur Kenntnis dieser als Reserve- und Baustoffe der Pflanze so wichtigen Naturkörper dar.

M. STEINER (Wien)

I. Schmid L. und Stöhr R. Zur Kenntnis des Sterins aus *Ulmus campestris* (Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., 59. Bd., 1926, S. 1407 bis 1408.)

II. Schmid L. und Stöhr R. Über das Sterin aus *Parthenium argentatum*. (Ebenda, 59. Bd., 1926, S. 1408 bis 1410.)

III. Schmid L. und Stöhr R. Über zwei sterinähnliche Körper aus *Asclepias syriaca* I. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, m.-n. Kl., Abt. II b, 135. Bd., 1926, S. 407 bis 410.)

IV. Schmid L. und Zentner M. Dehydrierungsversuche am Sitosterin. (Ebenda, 136. Bd., 1927, S. 47 bis 50.)

V. Schmid L. und Waschkau A. Über die Phytosterine des Rüböls. (Ebenda, 136. Bd., 1927, S. 139 bis 144.)

VI. Schmid L. Über die Sterine des Huflattichs (*Tussilago farfara*). (Ebenda, 136. Bd., 1927, S. 289 bis 291.)

VII. Schmid L. und Ludwig E. Über zwei sterinähnliche Körper aus *Asclepias syriaca* II. (Ebenda, 136. Bd., 1927, S. 577 bis 583.)

VIII. Schmid L. und Zentner M. Dehydrierungsversuche am Sitosterin. (Ebenda, 137. Bd., 1928, S. 92 bis 97.)

IX. Schmid L. und Bilowitzki G. Untersuchungen über pflanzliche Sterine. (Ebenda, 137. Bd., 1928, S. 98 bis 106.)

Die allgemeine Verbreitung und wohl auch Bedeutung der Sterine im Pflanzenreiche wurde besonders in den letzten Jahren durch eine große Anzahl von Arbeiten belegt. Von den Körpern selber wird meistens nur der Schmelzpunkt angegeben, eventuell noch die Bruttoformel, meist fehlt aber der Anhaltspunkt, ob es sich tatsächlich um einheitliche und letztlich gereinigte Produkte handelt. Die Arbeiten (III, V, VI, VII, IX) zeigen, daß viele der angegebenen Körper sich bei der Darstellung von Derivaten als uneinheitlich erwiesen, so z. B. das Sterin aus *Asclepias syriaca* (s. KLEIN). Die Mehrzahl der untersuchten Sterine ließ sich mit einem der drei bestuntersuchten und verbreitetsten pflanzlichen Sterine: Sitosterin ($C_{28}H_{48}O$), Stigmasterin ($C_{30}H_{50}O$) oder dem isomeren Brassicasterin identifizieren oder als Gemisch von mehreren dieser Körper deuten, z. B. fand sich bei *Tussilago farfara*, *Ulmus campestris*, *Ficus carica*, *Radix bardanae* das Gemisch von Stigmasterin und Sitosterin, im Rüböl Sitosterin und Brassicasterin. Als isomer, aber nicht identisch erwies sich ein aus *Parthenium argentatum* erhaltenes Produkt. Ganz abweichendes Verhalten zeigten die Phytosterine von *Asclepias syriaca*. Sie erwiesen sich als völlig identisch mit dem aus Elemiharz dargestellten, von ZINKE und ROLLET erstmalig studierten α - und β -Amyrin ($C_{31}H_{52}O$, bzw. $C_{45}H_{52}O_2$). In allen Fällen wurde die Identifizierung durch Herstellung einer Anzahl von Derivaten und Vergleich der Eigenschaften mit den analogen Produkten aus reiner Substanz sichergestellt.

Die Arbeiten (V) und (VIII) bringen wertvolle Beiträge zur Kenntnis der Beziehungen zwischen dem häufigsten Vertreter der Phytosterine, dem Sitosterin und der Zoosterine, dem Cholesterin. Obwohl die Körper die gleiche Formel ($C_{27}H_{46}O$) aufweisen, stehen sie nicht im Verhältnis der Stellungsisomerie zueinander. Dies geht vor allem daraus hervor, daß bei Abspaltung des alkoholischen Hydroxyls zwei verschiedene Kohlenwasserstoffe der Formel $C_{27}H_{48}$, das Sitostan und Cholestan, erhalten wurden. Die Vermutung von SCHMID, am ehesten durch Dehydrierung der zugrundeliegenden Ringsysteme zu identischen Körpern zu gelangen, erwies sich als richtig. Es wurde tatsächlich ein Produkt vom Schmelzpunkte 326° erhalten, das für den Abbau von Cholesterin und Sitosterin in gleicher Weise charakteristisch ist. Andere Stoffe treten allerdings nur beim Abbau des einen oder anderen der beiden auf.

M. STEINER (Wien)

Stocker Otto. Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen.
(Botanische Abhandlungen, herausgegeben von GOEBEL, Heft 13.) Jena
(G. Fischer), 1928. 8°, 200 S., 1. Taf.

Verfasser, dem wir schon eine Reihe schöner Vegetationsbilder aus den ägyptisch-arabischen Wüstengebieten (KARSTEN und SCHENCK, XVII, 5—6 und XVIII, 1) verdanken, hat in Fortführung seiner Untersuchungen an Heide-, Moor- und Salzpflanzen in Mitteleuropa die ökologischen Verhältnisse in den ägyptischen Wüsten studiert. Die Arbeit ist in erster Linie eine experimentelle und bringt die Ergebnisse eingehender Untersuchungen über die klimatischen Bedingungen, über die Transpiration, die Wasseraufnahme, Wasserleitung und die Wasserbilanz im allgemeinen. Von den allgemeinen Ergebnissen seien folgende hervorgehoben: Für die Beurteilung des Gesamtproblems des Xerophytismus heben sich zwei Gesichtspunkte heraus: Der erste ist der, daß die Xerophyten der Trockenwüste in ganz ausgesprochenem Maße auch Halophyten sind. Der zweite Gesichtspunkt bezieht sich auf den Wasserhaushalt der Xerophyten. Hier stehen sich bekanntlich zwei Ansichten gegenüber, die SCHIMPERSCHE Theorie der durch Xeromorphie eingeschränkten Transpiration und die MAXIMOWSCHE Theorie der Dürre-Resistenz. Zu diesen zwei Theorien nimmt Verfasser in Kürze folgendermaßen Stellung (S. 189): „SCHIMPER behält insofern recht, als Mittel zur Verzögerung der Transpiration bei den Wüstenpflanzen vorhanden sind, denn die Steigerung der Oberflächentranspiration entspricht nicht der Steigerung der Evaporationskraft des Wüstenklimas. MAXIMOW anderseits hat insoferne recht, als die Oberflächentranspiration ihrem absoluten Betrag nach bei den Wüstenpflanzen im allgemeinen höher liegt als bei deutschen Arten.“ Wichtig erscheint die Konstatierung der Tatsache, daß die Trockenwüste ebenso wie alle anderen Standorte nicht einen bestimmten Typ des Wasserhaushaltes hervorbringt, sondern eine ganze Reihe von Typen. Was die Präzisierung des Begriffes „Xerophyt“ anbelangt, so weist Verfasser eben mit Rücksicht auf die Verschiedenheiten in morphologischer und physiologischer Hinsicht alle Versuche, eine Verbindung des Standortsbegriffes mit physikalischen oder morphologischen Eigentümlichkeiten herzustellen, zurück, er hält die reine Standortsdefinition als einzige mögliche, insbesonders im Hinblick auf die pflanzengeographische Verwendung. Nach ihm verstehen wir unter „Xerophyten“ alle Pflanzen eines Standortes, der während des Jahres eine oder mehrere Trockenperioden des Bodens mit ökologischem Selektionswert aufweist“. Die Berücksichtigung der Struktur und die Physiologie ergibt eine Reihe von Unterbegriffen (z. B. nach der Struktur: Hartsukkulente, Weichsukkulente, Hartlaubige, Erikoide usw.). Dem Referenten erscheint dieser Standpunkt durchaus einwandfrei.

R. WETTSTEIN (Wien)

Zellner J. Zur Chemie der Halophyten. (Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. II b, 47. Bd., 1926, S. 585 bis 592.)

Die bisherigen chemischen Aufarbeitenungen von Halophyten beziehen sich ausnahmslos auf Pflanzen, welche am Meeresstrande gesammelt waren. Durchgehend konnte anscheinend im Zusammenhang mit hohem Kochsalzgehalt des Bodens ein Chlorgehalt von 30 bis 40% (Sulfatmenge 2 bis 3%) der Asche festgestellt werden. Von Pflanzen, die in den Halophytenbeständen am Südostufer des Neusiedlersees auf an und für sich nicht besonders salzreichen Böden vorkommen, unter deren wasserlöslichen Salzbestandteilen aber Sulfate (von Ca, Mg, Na; 10,94%) gegenüber den Chloriden (0,33%)

stark überwiegen, waren daher pflanzenchemisch und physiologisch bemerkenswerte Ergebnisse zu erwarten.

Die sukkulenten Halophyten *Salicornia herbacea* und *Suaeda salsa* zeigen in der reichlichen Asche (vom Trockengewicht 21,42% bei *Salicornia*, 23,86% bei *Suaeda*) ein deutliches Überwiegen der Chloride gegenüber den Sulfaten (29,27% Cl : 15,59% SO₄, bzw. 25,32% : 24,27%). Die Werte sind einerseits zugunsten des Sulfates verschoben, wenn man die Werte von Pflanzen des Meerestrandes daneben hält, anderseits zeigt sich auch auf dem Sulfatboden die Chloridaufnahme bevorzugt. Von den weiters untersuchten, nicht sukkulenten Halophyten: *Scorzonera parviflora* und *Plantago maritima* gleicht erstere in ihrem Verhalten ganz den Sukkulanten (22,95% Cl : 13,43 SO₄); letztere dagegen zeigt sich in der Aschenzusammensetzung vom Sulfatboden noch stärker als die anderen beeinflußt (14,90 Cl : 33,52 (!) SO₄). Sowohl Cl⁻ als auch SO₄⁻ dürften übrigens in der Pflanze an das unter den Kationen bei weitem überwiegende Na gebunden sein. Auch bei den krautigen Halophyten liegen die Gesamtaschenwerte recht hoch (16,98%, bzw. 14,98% der Trockensubstanz). Eine dritte Gruppe bilden in ökologischer und chemischer Hinsicht die auf salzärmeren Böden gedeihenden Halophyten: *Aster tripolium* und *Erythraea linariaefolia*. Bei beiden überwiegt das Sulfat über das Chlorid, der absolute Aschengehalt ist aber ein sehr geringer (10,43%, bzw. 4,32% (!)), bei letzterer Pflanze also geringer als der Durchschnitt der meisten Pflanzen auch normaler Standorte. Ein ganz abweichendes Verhalten endlich zeigt *Salsola Kali*, die von manchen Autoren als „Sodapflanze“ bezeichnet wurde. In der Asche überwiegt K (20,88%, dagegen nur 0,45% Na) so sehr, daß die LINNÉSche Speziesbezeichnung gegenüber der obenerwähnten Charakterisierung auch vom chemisch-physiologischen Standpunkt aus unbedingt das Richtige trifft. Ein sehr hoher CO₃-Gehalt der Asche läßt hier den Schluß zu, daß das Kalium im intakten Gewebe hauptsächlich an organische Säuren gekoppelt sein dürfte. Kryoskopische Bestimmungen des Salzauszuges von *Salicornia* und *Aster* ergaben hohe osmotische Werte für den Zellsaft der lebenden Pflanze (zirka 35 Atm. bei *Salicornia*, 16,4 Atm. bei *Aster*).

Die Arbeit ist in gleicher Weise durch die Klarheit der Fragestellung, die Übersichtlichkeit der Durcharbeitung und die physiologische Bedeutung der Resultate bemerkenswert.

M. STEINER (Wien)

Personalnachrichten

Professor Dr. GUSTAV KLEIN (Wien) wurde zum ordentlichen Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und zum Vorstand des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien ernannt.

Professor Dr. JOHANNES BUDER (Greifswald) wurde zum ordentlichen Professor der Botanik und zum Direktor des Botanischen Gartens und Institutes der Universität Breslau ernannt.

Privatdoz. Dr. PAUL METZNER (Berlin) wurde zum außerordentlichen Professor der Botanik an der Universität Tübingen ernannt.

Hofrat Dr. ALEXANDER ZAHLBRUCKNER (Wien) wurde von der Botanical Society of America zum korrespondierenden Mitglied gewählt.

Gestorben: Geheimrat Prof. Dr. LUDWIG KLEIN (Technische Hochschule Karlsruhe) am 12. November 1928; Geheimrat Prof. Dr. FRANK SCHWARZ (Forstliche Hochschule Eberswalde) am 12. November 1928; Professor Dr. NIKOLAJ M. GAIDUKOW (Minsk) am 28. November 1928; Professor Dr. MARCEL DENIS (Clermont-Ferrand, Frankreich) am 21. Jänner 1929 in Paris; Geheimrat Prof. Dr. LUDWIG WITTMARK (Berlin) am 2. Februar 1929.

Die „Österreichische Botanische Zeitschrift“

erscheint in einem Gesamtumfang von jährlich etwa 24 Bogen, in 4 einzeln berechneten Heften.

Zuschriften, welche den Bezug der Zeitschrift oder sonstige Verlagsangelegenheiten betreffen, sowie erledigte Korrekturen sind an den Verlag Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4, zu richten; Manuskriptsendungen an den Herausgeber oder an die Schriftleitung der Österreichischen Botanischen Zeitschrift, Wien III, Rennweg 14.

Die Verfasser erhalten 50 Sonderabdrucke ihrer Arbeit kostenfrei. Über die Freiexemplare hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Herren Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlag zu erfragen.

Verlag Julius Springer

Verlag von Julius Springer in Berlin

Handbuch der Bodenlehre

Bearbeitet von zahlreichen Fachgelehrten

Herausgegeben von

Dr. E. Blanck

o. ö. Professor und Direktor des Agrikulturchemischen und Bodenkundlichen Instituts der Universität Göttingen

Das Werk wird 10 Bände umfassen, die voraussichtlich bis zum Jahre 1930 abgeschlossen vorliegen werden

J e d e r B a n d i s t e i n z e l n k ä u f l i c h

Der erste Teil des Handbuchs umfaßt die Bände I bis VII und behandelt:

Allgemeine oder wissenschaftliche Bodenlehre

Soeben erschien Band I:

Die naturwissenschaftlichen Grundlagen der Lehre von der Entstehung des Bodens

Mit 29 Abbildungen. VIII, 335 Seiten. 1929. RM 27,—; gebunden RM 29,60

Band II bis VII:

Die klimatologischen Grundlagen der Lehre von der Entstehung des Bodens und die Verwitterungslehre. — Die Lehre von der Verteilung der Bodenarten an der Erdoberfläche, regionale und zonale Bodenlehre. — Aklimatische Bodenbildung, die Bodenformen Deutschlands und die fossilen Verwitterungsrinden. — Der Boden als oberste Schicht der Erdoberfläche und seine geographische Bedeutung. — Die physikalische Beschaffenheit des Bodens. — Der Boden in seiner chemischen und biologischen Beschaffenheit.

Der zweite Teil des Handbuchs umfaßt die Bände VIII bis X und behandelt:

Angewandte oder spezielle Bodenkunde (Technologie des Bodens)

Band VIII bis X:

Der Kulturboden, seine Charakteristik und die Einteilung des Bodens vom landwirtschaftlichen Gesichtspunkt. — Die Bestimmung des Fruchtbarkeitszustandes des Bodens. — Die Maßnahmen zur Kultivierung des Bodens.

Verlag von Julius Springer in Wien I

Symbolae sinicae

Botanische Ergebnisse der Expedition der Akademie der Wissenschaften
in Wien nach Südwest-China 1914/1918

Unter Mitarbeit von

Viktor F. Brotherus, Heinrich Handel-Mazzetti, Theodor Herzog,
Karl Keissler, Heinrich Lohwag, William E. Nicholson, Siegfried
Stockmayer, Frans Verdoorn, Alexander Zahlbrückner
und anderen Fachmännern

Herausgegeben von

Heinrich Handel-Mazzetti

In sieben Teilen

Mit 30 Tafeln. Gesamtumfang etwa 120 Bogen

Im Februar 1929 erschienen:

IV. Teil: Musci

Von

Viktor F. Brotherus

Mit 5 Tafeln. 152 Seiten. RM 28,80, S 48,—

VI. Teil: Pteridophyta

Von

Heinrich Handel-Mazzetti

Mit 2 Tafeln. 55 Seiten. RM 10,—, S 16,80

Übersicht über die später erscheinenden Bände:

Teil I: **Algae**

Von Siegfried Stockmayer, Wien

Teil II: **Fungi**

Von Heinrich Lohwag, Wien und Karl Keissler, Wien

Teil III: **Lichenes**

Von Alexander Zahlbrückner, Wien

Teil V: **Hepaticae**

Von William E. Nicholson, Lewes, Frans Verdoorn, Utrecht
und Theodor Herzog, Jena

Teil VII: **Anthophyta**

Von Heinrich Handel-Mazzetti, Wien

*Das gesamte Werk wird bis Ende 1931 vorliegen. Die sieben Teile werden
jeweils nach Fertigstellung zur Ausgabe gelangen.*

Die Abnahme eines Teiles verpflichtet zur Abnahme des Gesamtwerkes.